

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ
им. К. А. ТИМИРЯЗЕВА

М.Х. ЧАЙЛАХЯН

РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ



МОСКВА «НАУКА» 1988

Регуляция цветения высших растений /
/ М. Х. Чайлахян— М.: Наука, 1988.— 560 с.—
ISBN 5—02—003932—2.

Цветение — важнейший этап развития растений, а академик М. Х. Чайлахян является основоположником и классиком этого раздела биологической науки. В книге приведены результаты экспериментальных и теоретических изысканий регуляции цветения растений, проведенных самим автором, а также совместно с сотрудниками лаборатории роста и развития на протяжении 50 лет. В основе изложения лежит выдвинутая автором в 1937 г. гормональная концепция цветения (гипотеза флоригена), а также дальнейшее поэтапное развитие этой концепции, в настоящее время известной как гормональная теория цветения растений.

Рассчитана на физиологов, биохимиков, ботаников, растениеводов.

Табл. 31. Ил. 264. Библиогр. на 47 с.

Редколлегия:

Н. П. АКСЕНОВА, Т. Н. КОНСТАНТИНОВА, Г. Н. ЛОТОВА

Рецензенты:

Р. Г. БУТЕНКО, П. И. ЛАПИН

Ч $\frac{2001040000-098}{042(02)-88}$ 220—88—I

© Издательство «Наука», 1988

ISBN 5—02—003932—2

ПРЕДИСЛОВИЕ

В предлагаемой читателю книге изложены результаты экспериментальных и теоретических изысканий в области регуляции цветения растений, проводимых в течение 50 лет. В основе изложения лежат выдвинутая нами в 1937 г. гормональная концепция цветения (гипотеза флоригена) и дальнейшее поэтапное развитие этой концепции, в настоящее время известной как гормональная теория цветения растений.

В соответствии с этим в первых главах после описания событий, связанных с возникновением гормональной концепции, рассматривается роль гормональных, трофических и ингибирующих факторов в связи с цветением. Дается анализ основных физиологических процессов, связанных с цветением, и выявляется значение взаимодействия органов в процессах перехода растений к цветению.

В последующих главах выдвигается представление о двухфазности цветения и бикомпонентности флоригена. На этой основе анализируется регуляция цветения различных биотипов — длиннодневных, короткодневных, длинно-короткодневных, коротко-длиннодневных, нейтральных видов, яровых и озимых форм. Далее разбираются автономный и индуцированный механизмы регуляции цветения и в законченном виде представляется гипотеза флоригена как комплементарного бикомпонентного комплекса гормонов цветения. Рассматриваются основные гормоны этого комплекса — гиббереллины и абсцизины, другие физиологически активные соединения, влияющие на цветение. Разбираются метаболические и структурные изменения в апексах, в обмене нуклеиновых кислот и белков, предшествующие флоральному морфогенезу.

В заключительных главах излагаются материалы по генетической и гормональной регуляции роста, цветения и проявления пола у растений, по целостности организма в растительном мире,

общим и специфическим чертам регуляции цветения и вегетативного размножения и дается полная картина цветения как процесса, сбалансированного факторами индукции и торможения. Рассмотрены также теоретические основы применения фитогормонов и регуляторов роста и развития в практике сельского хозяйства.

В основе написания книги лежат как собственные исследования, так и краткие обзоры и ссылки на исследования других авторов, в результате чего делаются обобщающие выводы и замечания.

В нашей работе по изучению гормональной природы цветения на разных этапах ее выполнения принимали участие сотрудники лаборатории роста и развития Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР: Л. М. Ярковая, Л. П. Жданова, Г. А. Самыгин, Г. В. Крейнина, Л. П. Рупчева; затем Р. Г. Бутенко, Т. В. Некрасова, Н. П. Аксенова, Т. В. Баврина, Т. Н. Константинова, Л. А. Хлопикова, В. Н. Ложникова, В. Г. Кочанков, Л. И. Янина; позднее В. И. Кефели, Э. Л. Миляева, Л. В. Ковалева, С. А. Голяновская, И. А. Фролова, В. З. Подольный, И. А. Гукасян, С. Л. Случевская, Г. Н. Лотова, Л. И. Сергеева, Н. П. Фиоги́на. Из других научных учреждений участвовали М. М. Саркисова, Л. Б. Агамян (Институт виноградарства и плодородства АрмССР), В. Н. Хрянин (Пензенский педагогический институт им. В. Г. Белинского), К. Г. Азарян, Х. К. Хажакян, Г. А. Деведжян (Ереванский государственный университет), Н. Ш. Азизбекова (Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР).

Значительную помощь при оформлении и подготовке книги к печати оказали Н. П. Аксенова, Т. Н. Константинова, Г. Н. Лотова, Т. В. Баврина, В. Н. Ложникова, В. Г. Кочанков, Л. И. Янина, Э. Л. Миляева, Л. В. Ковалева, С. А. Голяновская, В. З. Подольный, И. А. Гукасян, С. Л. Случевская.

За огромный труд в экспериментальных исследованиях и в оформлении настоящей книги приношу всем упомянутым лицам свою признательность и глубокую благодарность.

ВВЕДЕНИЕ

Прежде чем приступить к повествованию о наших полувековых исканиях в области гормональной регуляции цветения растений, хотелось бы упомянуть о тех самых ранних событиях, которые, собственно, и определили основное направление всех наших последующих исследований.

Как это часто бывало и с другими, решающим образом на направление моих мыслей и интересов повлияла еще в бытность мою студентом Ереванского государственного университета книга «Физиология растений» нашего замечательного ученого в области физиологии растений и вирусологии профессора Д. И. Ивановского. С захватывающим интересом я читал в этой книге весь раздел о тропизмах, о том, как одностороннее раздражение светом или силой земного тяготения действует на проростки растений, как оно передается и как растения «запоминают» это раздражение. И еще более впечатляющим было краткое, но весьма яркое изложение смелой гипотезы Сакса о листообразующих, корнеобразующих и цветообразующих веществах растений.

Совершенно естественно, что когда появилась возможность и пришло время сделать первые экспериментальные попытки в области физиологии растений, то это были работы по фототропизму у растений. Уже во время моей работы ассистентом на кафедре ботаники Закавказского зооветеринарного института в Ереване, которой руководил профессор И. Л. Беделян, были начаты опыты по изучению влияния света разного качества на фототропизм проростков гороха и coleoptилей овса. Результаты вполне подтвердили известные данные физиолога Блау и других ученых.

В этих опытах всегда сильное впечатление производила несоизмеримость яркости света с вызываемым эффектом: в камерах, хорошо освещенных боковым узким пучком красного света, проростки не изгибались к свету и стояли вертикально; в темных же камерах, куда сквозь прорезь проникали сине-фиолетовые лучи, они интенсивно изгибались к этим лучам. Выходило, что растения «смотрят» на свет не такими «глазами», как мы.

Однако дальнейшему углублению работы в этом направлении мешало отсутствие необходимых условий для проведения опытов. Поэтому я был командирован в Ленинград в аспирантуру

ЛАБИФР АН СССР (Лаборатория биохимии и физиологии растений). Но первый вегетационный сезон работал в Отделе физиологии растений ВИР (Всесоюзного института растениеводства) и под руководством Н. А. Максимова, тогда члена-корреспондента, а впоследствии академика, начал изучение физиологической природы яровых и озимых растений в Детскосельской лаборатории.

Здесь параллельно с изучением влияния продолжительности дневного освещения и температуры мной были предприняты опыты по исследованию специфичности гормональных веществ, влияющих на процессы роста и развития яровых и озимых пшениц. Если эти вещества специфичны, то можно было допустить и их соответственное влияние — поэтому опыты ставились так, что верхушки coleoptилей яровой пшеницы псаживались на декапитированные coleoptили озимой и наоборот. Передвижение ростовых гормонов из верхушек coleoptилей яровой пшеницы в декапитированные coleoptили озимой пшеницы доказывалось фототропическим изгибом, вызываемым гормонами верхушки; по проростки озимой пшеницы, получившие ростовые гормоны от яровой, формировались в обычные озимые кустиющиеся растения, как и контрольные. Иначе говоря, специфичности стимула яровости обнаружить не удалось. Правда, другие опыты дали положительные результаты и доказали возможность яровизации озимых форм растений светом.

В последующие два года работа проводилась уже под руководством академика А. А. Рихтера на Каменном острове по световому управлению яровых и озимых растений, их ранней диагностике по физиологическим признакам и по изучению пластидных пигментов в связи с длиной дня.

После переезда ЛАБИФР в Москву и постройки оранжерей оказалось возможным начать опыты по фотопериодизму. И тогда встал вопрос о приложении методов фототропизма к явлению фотопериодизма, открытому американскими учеными Гарнером и Аллардом. Возникла мысль о постановке такого опыта, в котором на растении, весьма чувствительном к действию короткого дня, — на хризантеме крупноцветной — оставляли только один лист как возможный свето- или, точнее, фотопериодически чувствительный орган, а на расстоянии от него — только одну стеблевую почку, к которой было возможно передвижение фотопериодического стимула. Опыт дал положительный результат: в случае, когда лист находился на коротком 10-часовом дне, происходила передача фотопериодического стимула к цветению и стеблевая почка развертывалась сначала в бутон, а затем в цветок; при длинном 18-часовом дне возникновение и передвижение стимула к цветению не наблюдалось и стеблевая почка оставалась в вегетативном состоянии.

Это было самое начало дальнейшей большой многолетней экспериментальной работы. Уже в следующем вегетационном сезоне 1936 г. вся оранжерея Института физиологии растений была пол-

на опытах с хризантемами, поставленными с различными целями, но по единой системе: листья как рецепторы фотопериодического воздействия, побеги как индикаторы на это воздействие. Основной опыт с хризантемой принес решающие доказательства того, что фотопериодическое воздействие воспринимается только листьями (но не стеблевыми почками), а затем передается в стеблевые почки, которые в зависимости от природы притекающего из листьев стимула развиваются в цветочные органы или остаются в вегетативном состоянии.

Были и многие другие опыты с хризантемой, а также с прививками цветущих и нецветущих растений периллы краснолистной, топинамбура и подсолнечника, которые показали, что цветение вегетирующих привоев, не способных к этому в условиях длинного летнего дня, можно индуцировать за счет веществ, перетекающих из листьев цветущих подвоев. Вот тогда и возникло предположение о специфической гормональной природе перетекающего из листьев стимула. А поскольку аналитические определения показали, что передвигающиеся вещества не ауксины и что определенное соотношение углеводов к азотным соединениям не соответствует наступлению цветения, то возникло представление о флоригене как комплексе гормонов, образующихся в листьях и обуславливающих зацветание растений.

На этом бурном этапе становления представлений о гормональной природе цветения растений были у нас и счастливые, и драматические события. Не касаясь драматических, скажу, что к счастливым мы относим посещение нашей оранжереи такими выдающимися учеными, как академики В. Л. Комаров, Д. Н. Прянишников, Н. И. Вавилов, Л. А. Орбели, В. Н. Любименко, профессора Д. А. Сабинин, А. Н. Смирнов и другие, беседы с которыми способствовали нашей дальнейшей работе. Особенно запомнились встречи с Н. И. Вавиловым, который в свободные вечера, проходя в свою оранжерею, заходил к нам, с интересом и внимательно осматривал опыты и делал ценные критические замечания. Знаменательным в то время было также свидание с академиком Н. Г. Холодным в его летней лаборатории под Киевом в Староселье, куда я приехал по его приглашению для беседы, оказавшей значительное влияние на развитие наших дальнейших исканий.

Изложение последовательного пути и основных логических этапов полувековых исследований в области регуляции цветения растений и составляет основное содержание настоящей книги.

РАННИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЕ ПРОЦЕССОВ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Коренным переломным этапом в жизни высших растений является переход к цветению. Этот процесс привлекает внимание исследователей еще и потому, что он предшествует этапу плодоношения, с которым связана урожайность растений. Естественно, что раскрытие внутренних причин зацветания растений стало предметом активного изучения уже на самых ранних этапах развития физиологии растений.

ТЕОРИЯ МЕТАМОРФОЗА ГЁТЕ

Морфологическая картина возникновения цветка как видоизмененного листового побега, представленная Гёте в 1790 г. в его «Метаморфозах растений», намного опередила первые концепции, трактующие физиологическую природу тех изменений, которые предшествуют переходу растений от вегетативного роста к цветению.

Выдающийся советский физиолог растений Д. А. Сабинин [1963] так оценивает значение теории Гёте: «Великий поэт и натуралист впервые установил общие черты организации семенных растений и обратил внимание ботаников на закономерную смену образований, возникающих на побеге» (с. 25).

Гёте описал не только постепенное изменение ряда признаков листьев, последовательно образуемых побегом. В своей теории метаморфоза Гёте показал, что цветки представляют собой метаморфозированные вегетативные побеги, которые вместо зеленых листьев несут на себе пестики, тычинки и цветочные покровы. Эта концепция гомологии между вегетативными и репродуктивными побегами широко распространена среди морфологов растений и в наши дни [Берше и др., 1985]. Действительно, переходные формы между листьями и прицветниками, чашелистиками и лепестками, лепестками и тычинками, тычинками и пестиками являются обычными для многих видов и родов растений, а также встречаются у многочисленных тератологических форм.

Если теория метаморфоза Гёте рассматривает зацветание растений с точки зрения изменения морфологической структуры ве-

гетативного побега, то вслед за этим стали развиваться гипотезы, в которых внимание было сосредоточено на внутренних физиологических причинах зацветания.

В эту пору и возникла гипотеза Сакса [Sachs, 1880] о формообразующих, в том числе и о цветообразующих, веществах, обуславливающих переход растений к образованию цветочных органов, а также теория Клебса о значении преобладания сахаров над азотными соединениями как внутренней основной причине зацветания растений. Теория Клебса и гипотеза Сакса были истоками тех двух направлений, по которым шли дальнейшие поиски внутренних причин зацветания растений и которые долгое время развивались самостоятельно и не проявляли какой-либо тенденции к сближению.

ГИПОТЕЗА САКСА О ЦВЕТООБРАЗУЮЩИХ ВЕЩЕСТВАХ

В 1880—1888 гг. Сакс развивает смелую идею о существовании в растениях особых оргаообразующих веществ, вызывающих формирование листьев, корней или цветков. Представление о цветообразующих веществах растений, которые образуются в листьях, притекают в стеблевые почки и вызывают здесь образование цветков, возникло у Сакса на почве многочисленных наблюдений за цветением различных растений, а также на основе проведенных им опытов с *Тропаеолум мажус*. Растения, выросшие за экраном раствора сернистой хинины и, следовательно, лишенные ультрафиолетовых лучей, не отставали в росте и образовании листьев от контрольных растений за водным экраном, но в отличие от последних не давали цветков. Это побудило Сакса сделать предположение о существовании специальных цветообразующих веществ, возникающих в листьях под влиянием ультрафиолетовых лучей. Тот факт, что они движутся к стеблевым почкам, он обосновал опытами, в которых обезлиственные побеги на верхушке растения распускали цветки в полной темноте за счет нижних листьев, остававшихся на свету.

Гипотеза Сакса [Sachs, 1880, 1888] о цветообразующих веществах не выдержала первой же экспериментальной проверки, и ни в одном из опытов автору не удалось показать, что вегетативный рост и генеративное развитие — процессы разные, и вскрыть те специфические условия, которые необходимы для зацветания растений, хотя он и утверждал, что для фотосинтеза растениям нужны красные, для роста — сине-фиолетовые, а для цветения — ультрафиолетовые лучи. Поэтому сочувствия в последующих работах других исследователей гипотеза Сакса не нашла, хотя в ней была одна правильная мысль о том, что для зацветания растений необходимы какие-то дополнительные условия к тем, при которых идет их вегетативный рост. Догадка Сакса была, по существу, первым, еще не ясным прообразом будущих концепций гормональной регуляции морфогенеза растений.

АЗОТНО-УГЛЕВОДНАЯ ТЕОРИЯ КЛЕБСА

Несколько позднее появилась теория цветения Клебса о решающем значении в цветении растений питательных веществ — углеводов, возникающих в процессе фотосинтеза, и азотных соединений, поступающих через корни. Углеводно-азотная теория цветения растений Клебса [Klebs, 1904] возникла на основе опытов, в которых изучалось влияние условий внешней среды на развитие низших и высших растений.

Основные постулаты, которые вытекают из работ Клебса, таковы: 1) ритм развития низших и высших растительных организмов зависит от факторов внешней среды, где доминирующую роль играют условия питания, свет (его интенсивность и качество), влажность почвы и воздуха и колебания температуры; 2) влияние факторов внешней среды прежде всего сказывается на изменении физиологического состояния растений, а затем уже через измененное физиологическое состояние на морфологических изменениях. Поэтому весь процесс цветения, по Клебсу, разбивается на три фазы: 1) возникновение «цветочно-спелого» состояния, 2) образование цветочных органов — бутонов, 3) развитие цветков и соцветий.

Первые два обобщения Клебса сыграли огромную роль в установлении правильного понимания тех взаимоотношений, которые возникают между растением и средой, и дали экспериментальное обоснование сложным явлениям онтогенеза растений в отличие от теории автономного, независимого от среды, развития растений Пфеффера и теории обязательной, внутренне предопределенной, смены периодов роста и покоя растений Шимпера. Недаром К. А. Тимирязев горячо приветствовал появление фундаментального сочинения Клебса «Произвольное изменение растительных форм», сам перевел его в 1905 г. на русский язык со знаменательным подзаголовком «Материалы для будущей физиологии развития» и своими примечаниями и тем самым утвердил за Клебсом заслуженное имя пионера в этой области науки.

Третий постулат, вытекающий из работ Клебса, и составляет собственно его теорию цветения. Многочисленные опыты, проведенные им с лобелией, дубравкой, будрой и другими растениями (а в особенности исследования над молодым [Klebs, 1918]), показали, что цветению этих растений способствуют относительно сухой воздух, яркий свет, а при разложении его на составные части — красные лучи и, наконец, сменяющиеся температурные условия — от низкой до высокой температуры. Все эти условия одновременно способствуют фотосинтезу растений, а следовательно, и накоплению ассимилятов — сахаров; в то же время усиленное минеральное, и в частности азотное, питание способствует пышному вегетативному росту и задерживает цветение растений. Отсюда и основная идея Клебса, что цветение наступает тогда, когда в тканях растений накапливаются сахара и они преобладают над азотными соединениями.

Теория Клебса нашла сразу многих последователей и особенное распространение получила в США благодаря исследованиям с томатами двух американских ученых Крауса и Крейбилля [Kraus, Graybill, 1918], в которых они, регулируя содержание сахаров в растениях с помощью света различной интенсивности, а содержание азотных соединений различной их дозировкой при внесении в почву, пришли к заключению, что наиболее успешному цветению и плодоношению томатов способствует не чрезмерный избыток сахаров и не избыток азотных соединений, а их определенное соотношение, C/N , в котором C — сахара преобладают над N — азотными соединениями. Выводы Крауса и Крейбилля в свое время произвели большое впечатление на физиологов, и один из американских физиологов — Найтингейл [Nightingale, 1927] писал, что соотношения, вскрытые Краусом и Крейбиллем, по своему значению для агрохимической и садоводческой практики столь же важны, как и структурные формулы веществ для химии.

Могучий авторитет практики также был на стороне теории Клебса: в садоводстве и плодоводстве применение кольцевания ветвей или наложение на них плодового пояса обосновывалось переполнением тканей ветвей сахарами, что и приводило к ускорению и усилению их плодоношения; в растениеводстве и земледелии применение больших доз азотных соединений под культурные растения ограничивалось ввиду того, что пышный вегетативный рост растений задерживал созревание урожая и приводил к его снижению.

Однако теория Клебса длительного испытания не выдержала. Вскоре после открытия фотопериодизма выяснилось, что наступление зацветания растений на различной длине дня не соответствует его основной идее.

Дело в том, что Клебс строил свою теорию, работая только с представителями флоры умеренных широт, а когда появились данные по фотопериодической реакции видов, населяющих самые различные области земного шара, и определились фотопериодические группы длиннодневных, короткодневных и нейтральных видов, то стало ясно, что широта его выводов ограничивается узостью круга объектов, на которых он проводил свои искусно поставленные опыты и наблюдения.

Вместе с тем в теории Клебса содержится правильная мысль, что питательные вещества — трофические факторы — занимают свое определенное место в общей системе регуляции цветения растений.

УЧЕНИЕ О ФОТОПЕРИОДИЗМЕ РАСТЕНИЙ ГАРНЕРА И АЛЛАРДА

Онтогенез растений во всех его последовательных этапах протекает в тесной зависимости от условий внешней среды. Но особенно сильное влияние оказывают условия внешней среды на переход

растений от вегетативного роста к репродуктивному развитию.

В изучении физиологической природы процессов зацветания растений выдающуюся роль сыграло открытие фотопериодизма [Garner, Allard, 1920, 1923] и явления яровизации [Максимов, 1929; Толмачев, 1929; Gassner, 1918; и др.]. Распознавание любого биологического процесса идет тем успешнее, чем менее однообразен и устойчив этот процесс и чем больше он контролируется внешними воздействиями. Значение факторов внешней среды в онтогенезе растений чрезвычайно велико, но их переход от вегетативного роста к цветению оказался наиболее тесно связанным с продолжительностью дневного освещения, а у озимых и полужимых форм еще и с воздействием низких положительных температур.

Первые же работы Гарнера и Алларда внесли новое понимание в вопрос об отношении растительных организмов к свету и открыли новый путь исследования в этой области. Выяснилось, казалось бы, простой факт, что растения в процессе эволюции приспособились не к свету вообще, т. е. к количеству лучистой энергии, а к его определенной периодичности (смене дня и ночи), соответствующей географической широте места происхождения растений. Гарнер и Аллард показали, что для перехода растений от вегетативного роста к репродуктивному развитию большое значение имеет соотношение суточной длительности света и темноты, т. е. длины дня и ночи. У одних растений увеличение длины дня ускоряет цветение и плодообразование (растения длинного дня), у других, наоборот, то же самое ускорение вызывает укорочение дня (растения короткого дня), и, наконец, некоторые растения оказываются нейтральными по отношению к длине дня.

Открытие Гарнера и Алларда вызвало большой размах экспериментальной работы по изучению реакции самых разнообразных растений на длину дня. Широко развернулись работы по фотопериодизму и в нашей стране.

Наиболее крупные исследования в этом направлении в нашей стране проводились в трех научно-исследовательских центрах: Ботаническом институте АН СССР, Всесоюзном институте растениеводства ВАСХНИЛ и Институте физиологии растений АН СССР.

В исследованиях В. Н. Любименко и О. А. Щегловой [1927], а также А. В. Дорошенко и В. И. Разумова [1929] было установлено, что родиной растений короткого дня являются тропические и субтропические страны, а растений длинного дня — территории, расположенные севернее и южнее этих широт, и что существует тесная связь между характером фотопериодической реакции и географическим распространением растений. Весьма четкие и далеко идущие связи между характером фотопериодической реакции и географическим распространением обнаружил Н. Н. Константинов [1934] в большой коллекции видов и сортов хлопчатника на Туркестанской селекционной станции. В этих работах было дано общее биологическое объяснение фотопериодизма

растений. Дальнейшие исследования В. М. Катунского [1939], Г. А. Самыгина [1946], Г. А. Евтушенко [1946], В. В. Скрипчинского [1947], В. И. Разумова [1954], А. К. Федорова [1954] значительно расширили полученные результаты в этой области и привели к общему представлению о широком значении фотопериодической реакции как приспособительного свойства растений к неблагоприятным условиям внешней среды — морозной зиме в северных широтах и периодам засухи или проливных дождей в субтропических и тропических областях. Стало понятным, что среди факторов среды, определяющих эволюцию растительных организмов, огромную роль играет смена дня и ночи, что сама фотопериодическая реакция является приспособительным свойством растений к условиям существования. При этом выявились роды и виды растений, как широко приспособленные, нейтральные к длине дня, так и чрезвычайно узко приспособленные к фотопериодам, варьирующим в пределах, исчисляемых минутами.

В исследованиях Б. С. Мошкова [1932], Бюппинга [Bünning, 1936], В. М. Катунского [1939], В. В. Скрипчинского [1940], Г. А. Самыгина [1946] было установлено, что приспособление растений к длине дня имеет широкий характер, так как, во-первых, растения адаптируются не просто к короткому и длинному дню, а к изменяющейся длине дня, а во-вторых, это приспособление связано с адаптацией к сезонным изменениям других условий внешней среды, в первую очередь к температуре и влажности, что дает возможность растениям переживать неблагоприятные периоды года. Изменения длины дня, происходящие совершенно одинаково из года в год, являются, по меткому выражению В. М. Катунского [1939], как бы своеобразными «астрономическими часами», указывающими растениям, когда им расцвести и размножиться и когда готовиться к переживанию неблагоприятных условий внешней среды.

ПРЕДСТАВЛЕНИЕ

О ТЕРМОПЕРИОДИЗМЕ И ЯРОВИЗАЦИИ БЛАУ, ГАССНЕРА, МАКСИМОВА, ТОЛМАЧЕВА

Вопрос о физиологической природе различного хода развития озимых и яровых форм культурных злаков впервые получил экспериментальное обоснование в работе Гасснера [Gassner, 1918], показавшего, что при воздействии низких температур на прорастающие семена озимые злаки получают способность колоситься, подобно яровым, в течение одного вегетационного периода.

Ускорение развития озимых форм под влиянием низких температур близко по своей природе к изученной Блау и сотр. [Blaauw et al., 1930] стимуляции цветения луковичных растений (гипацинтов, тюльпанов и других) периодами пониженной температуры. Для обозначения этого явления Блау предложил термин «термоиндукция». Фактически стимуляция развития озимых форм и семян двулетних действием определенного периода пони-

женных температур также представляет собой явления термоминдукции.

На основании этих опытов Гасснер пришел к выводу, что у озимых есть определенная потребность в холоде и только после удовлетворения этой потребности они могут колоситься. Собранный экспериментальный материал дал возможность Гасснеру высказать ряд более общих положений. Н. А. Максимов, и А. И. Полякова [1924] показали, что низкие температуры эффективны только на определенных этапах развития растений. Значение температурного фактора в регуляции развития двухлетних растений, таких, как сахарная и столовая свекла, было показано в работах И. М. Толмачева [1929] и других исследователей.

Всеми этими работами была доказана определенная связь между физиологическими процессами, ведущими к репродуктивному развитию у озимых, и низкой температурой среды.

Зависимость этих процессов от низкой температуры, с одной стороны, и различие в последовательном изменении температуры и фотопериодов в осенний и весенний периоды — с другой, дали основание предположить, что озимая и яровая расы, ботанически тождественные (т. е. принадлежащие к одной и той же разновидности), представляют собой формы генетически общего происхождения, но в процессе эволюции выработавшие приспособления к различным условиям своего развития.

В дальнейшем подтвердилось, что возникновение озимых форм является таким же приспособительным свойством растений к преодолению неблагоприятных условий внешней среды, как и фотопериодизм. В своих исследованиях И. М. Васильев [1934], В. В. Скрипчинский [1940], М. Х. Чайлахян [1942а], В. И. Разумов [1954] и другие авторы обратили внимание на приспособительный характер озимости растений, который проявляется в том, что наиболее резко очерченные озимые типы растений встречаются в районах устойчивой зимы, где приземистая форма кустов, легко покрывающихся снегом, предохраняет их от вымерзания. В теплых низких широтах озимых форм нет, в более высоких широтах много переходных форм — «двуручек», т. е. способных к озимому и яровому образу жизни, в высоких северных широтах уже намечаются более резко обособленные группы озимых и яровых растений.

В тех местах, где год резко делится на зиму и лето, резко разделяются озимые и яровые формы; где нет такого резкого деления, там нет и деления на озимые и яровые формы. Далеко не случайно поэтому совпадение озимых форм и длиннодневного типа растений: озимые формы не встречаются среди короткодневных видов, но имеются у длиннодневных, тех, которые распространялись в более высоких широтах; не случайно и то, что только этим длиннодневным озимым, полуозимым и зимующим формам свойственна яровизация.

ТЕОРИЯ ЭНДОГЕННОЙ РИТМИЧНОСТИ БЮННИНГА

Выяснение закономерностей влияния внешних факторов на развитие растений, и в особенности открытие фотопериодизма, явилось экспериментальной основой двух теорий, касающихся механизмов регуляции цветения, — теории эндогенной ритмичности Бюннинга [Bünning, 1936] и позднее фитохромной теории американских исследователей Бортвика, Хендрикса и Паркера [Borthwick et al., 1948].

Уже Гарнер и Аллард определяли явление фотопериодизма как реакцию растений на относительную длительность светлого и темного периодов, т. е. как явление, в котором важное значение имеет способность растений измерять длительность дневного и ночного времени суток.

Теоретически растения, которые с точностью до недели совмещают сроки зацветания с определенным временем года, должны измерять время со средней ошибкой не более чем 1–3% от величины измеряемого периода. Все это показывает, что в фотопериодической реакции в той или иной мере должен иметь место определенный процесс, служащий растению внутренними биологическими часами. Такой подход к объяснению фотопериодизма был впервые выдвинут Бюннингом [Bünning, 1936], а в настоящее время вопрос об участии эндогенной ритмичности метаболизма в осуществлении фотопериодической реакции зацветания растений интенсивно разрабатывается целым рядом исследователей в разных странах мира.

Согласно теории биологических часов Бюннинга, в каждой клетке существует последственно обусловленный центральный автоколебательный процесс, который управляет ритмичностью всех остальных физиологических процессов. Природа эндогенного автоколебательного процесса неизвестна, однако Бюннинг провел формальную параллель между центральным осциллятором клетки и ритмическими колебаниями зарядки и разрядки конденсатора. Соответственно и фазы эндогенного ритма так и названы: фаза зарядки и фаза разрядки. Каждая фаза длится примерно по 12 ч, и при их смене происходит изменение всего внутреннего состояния метаболизма. Поэтому внешние условия, такие, как свет и температура, действуют на организм совершенно противоположным образом в зависимости от фазы эндогенного осциллятора.

Так как свет оказывает на организм противоположное влияние в зависимости от фазы эндогенного осциллятора, то освещение растений способствует цветению, если оно совпадает с фотофильным полуциклом, но тормозит развитие, если попадает на скотофильный полуцикл эндогенного ритма. Таким способом с помощью фотопериодической реакции растение как бы сверяет реальную длину дня с ходом эндогенных биологических часов, работающих у всех растений в режиме неизменной суточной периодичности.

Такое объяснение фотопериодизма еще не является достаточным для понимания специфики отличий короткодневных и длиннодневных видов растений. Следует иметь в виду, что эндогенной ритмичностью обладают как длиннодневные, так и короткодневные виды растений, причем фазы эндогенного ритма, а значит, и чувствительность этого ритма к свету у короткодневных и длиннодневных видов также полностью совпадают по времени [Bünning, 1958]. Поэтому остается неясным, какие же особенности их эндогенной ритмичности обуславливают противоположную реакцию этих растений на изменение длины дня. В этом смысле теоретическое объяснение фотопериодизма, по Бюннингу, не выявляет тех основных различий, которые специфичны для короткодневных и длиннодневных видов растений по их реакции на длину дня [Чайлахян, 1964а].

Однако само представление о том, что исход фотопериодической реакции, возможно, зависит от степени соответствия внешних свето—темновых ритмов эндогенным ритмам метаболизма, служит основой для разработки целого ряда современных гипотез, вносящих различные усложнения и дополнения в представление фотопериодизма, сформулированное Бюннингом.

ФИТОХРОМНАЯ ТЕОРИЯ БОРТВИКА, ХЕНДРИКСА И ПАРКЕРА

Фитохромная теория зацветания основана на экспериментальных данных, полученных при изучении влияния кратковременного освещения в темновой период короткодневного цикла на цветение различных фотопериодических групп растений.

Вопрос о значении прерывания периода темноты светом впервые был поднят В. М. Катунским [1936]. Им было показано, что при прерывании длинной ночи вспышкой света длиннодневные виды — фасоль и горох — зацветают в условиях короткого дня. Наряду с этим Хамнер и Боннер [Hamner, Bonner, 1938] обнаружили, что при световом прерывании индуктивного темнового периода цветение короткодневного вида дурнишника подавляется. В опытах, проведенных В. И. Разумовым [1941], было установлено, что 15-минутное световое прерывание длительного ночного периода тормозит цветение короткодневных видов — проса, периллы, хризантемы — и стимулирует цветение длиннодневных видов — овса, картофеля. В дальнейшем значение светового прерывания длинной ночи было показано и на других растениях.

Позднее группой американских ученых [Borthwick et al., 1948] был снят спектр действия реакции прерывания длинной ночи. Он оказался сходным со спектром действия ряда фотоморфогенетических процессов: роста проростков, изменения величины листа, а также прорастания семян и др. Оказалось, что действие красного света (КС) в этих реакциях снимается последующим освещением дальним красным (ДКС). В дальнейшем

были получены данные, показывающие, что обратимая фотохимическая реакция КС—ДКС контролируется двумя взаимопревращающимися формами фитохрома (Ф) с максимумами поглощения КС при 650—680 нм (Φ_K) и ДКС при 710—740 нм (Φ_{DK}) [Hillman, 1967].

Далее бэлтсвиллская группа исследователей предположила, что одним из важнейших темновых процессов фотопериодизма является превращение формы фитохрома Φ_{DK} в форму Φ_K , что скорость этого превращения определяет собой общую длительность критического периода темноты и цветению короткодневных видов способствует присутствие формы Φ_K , тогда как для цветения длиннодневных видов благоприятна форма Φ_{DK} .

По мере развития исследований в этом направлении обнаруживалась все большая сложность реакции цветения разных растительных видов на их освещение КС и ДКС, которая не укладывалась в приведенную выше простую схему. Как и теория Бюнингга, фитохромная теория не вскрыла физиологической сущности отличий между растениями разных фотопериодических групп, но она дала стимул к дальнейшему развитию исследований участия фитохромной пигментной системы в разнообразных фотоморфогенетических процессах растений.

ТЕОРИЯ КРЕНКЕ О ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ

Особое место в изучении онтогенеза занимают возрастные изменения морфологических и физиологических признаков однолетних и многолетних растений, нашедшие яркое выражение в трудах Н. П. Кренке [1940], работавшего сначала в Московском биологическом институте имени К. А. Тимирязева, а позднее в Институте генетики АН СССР. Исходя из основных возрастных этапов онтогенеза растений и считая, что развитие организма есть борьба и единство процессов старения и омоложения, Н. П. Кренке дал общий тип кривой изменчивости возрастных признаков в цикле жизни растений, основанной главным образом на изменениях морфологических признаков, таких, как величина и форма листовых пластинок и черешков, особенности строения ветвей, побегов и других органов. Дальнейшее изучение возрастных изменений у растений показало, что изменениям морфологических признаков в значительной мере соответствуют закономерные физиологические и биохимические изменения. На основании своих многочисленных наблюдений и опытов Н. П. Кренке выдвинул теорию циклического старения и омоложения растений, которая является крупным обобщением и находит все большее и большее признание.

ГОРМОНАЛЬНАЯ ТЕОРИЯ РОСТА И ТРОПИЗМОВ ВЕНТА И ХОЛОДНОГО

В настоящее время является общепризнанным, что в основе таких интегральных процессов, как рост, развитие и морфогенез, а также в основе взаимодействия растений и факторов внешней среды лежит гормональная система растений [Чайлахян, 1958а]. Одним из основоположников учения о фитогормонах является профессор Киевского университета, а позднее академик АН УССР Н. Г. Холодный. В своих исследованиях Н. Г. Холодный [1928] показал, что в верхушках корней, как и в верхушках стеблей, содержатся гормоны и что при горизонтальном положении верхушек стеблей и корней гормоны скапливаются на нижней стороне стебля и корня, но вследствие разной чувствительности клеток этих органов к гормонам у стебля начинается более быстрый рост нижней части и отрицательный геотропизм, а у корней — задержанный рост нижней части и положительный геотропизм.

В это же время Вент [Went, 1928] в Голландии в своих опытах нашел, что при фототропизме ростовые гормоны смещаются в затененную сторону стебля, в результате чего происходит его положительный фототропический изгиб. Так, в 1928 г. была создана гормональная теория тропизмов, в основе которой лежат электрофизиологическая поляризация тканей вследствие одностороннего действия силы тяжести, света и других факторов, вызванное поляризацией неравномерное распределение гормонов роста и неодинаковая реакция тканей стеблей и корней на их действие. Эта теория получила название теории Холодного—Вента и сразу же привлекла всеобщее внимание. Н. Г. Холодному принадлежит ряд исследований по растительным гормонам и выдающаяся монография по фитогормонам [Холодный, 1939], в которой он подвел итоги собственных экспериментальных исследований и осветил состояние вопросов фитогормонологии. Считая, что теория и практика должны постоянно находиться в тесной связи и взаимодействии, Н. Г. Холодный предпринял шаги к практическому использованию результатов своих исследований, предложив способ обработки гормонами семян сельскохозяйственных растений, а вместе с Д. П. Снегиревым и И. Е. Кочерженко [1948] в Сухуми и Сочи разработал приемы управления развитием лимонного дерева и морозостойкостью цитрусовых пород.

Исследования Н. Г. Холодного оказали большое влияние на последующий этап развития учения о ростовых гормонах, или фитогормонах, когда было установлено многообразие физиологического влияния ауксинов на такие процессы, как корнеобразование, образование партенокарпических плодов и ускорение их созревания, регулирование периода покоя клубней и корнеплодов и плодоношение.

В последующие годы учение о фитогормонах стало одним из наиболее прогрессивных и ведущих в биологической науке, и это в еще большей мере подчеркивает значение научного творчества Н. Г. Холодного как одного из основоположников этого учения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом, подводя итог ранним исследованиям физиологической природы цветения растений, необходимо отметить, что идеи Гёте в области морфологии цветка, смелые догадки Сакса о веществах, регулирующих цветение, капитальные исследования Клебса по влиянию факторов внешней среды на различные формы размножения растений, опыты Гасснера и Блау по термопериодизму, открытие фотопериодизма Гарнером и Аллардом, а также создание циклической теории старения и омоложения Н. П. Кренке и гормональной теории роста и тропизмов Н. Г. Холодного и Вента заложили прочный фундамент для последующего изучения внутренних механизмов регуляции процессов цветения растений.

ГОРМОНАЛЬНАЯ ТЕОРИЯ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ И ГИПОТЕЗА ФЛОРИГЕНА

Жизнь высшего цветкового — однократно плодоносящего — растения представляет собой законченный цикл развития от семени до семени. Появляющееся из семени растение растёт, т. е. увеличивается в размерах, образует стебли, листья и корни, затем переходит к образованию цветков и семян; одновременно с созреванием семян оно начинает отмирать и, оставляя семена, даёт начало новому поколению растений. Начало возникновения нового индивидуума происходит с момента оплодотворения яйцеклетки и её первого деления. С отмиранием и подсыханием растения заканчивается его существование.

Если оставить в стороне многолетние поликарпические (т. е. многократно плодоносящие) и иметь в виду монокарпические (т. е. однократно плодоносящие) растения, то оказывается, что самый факт оплодотворения и следующее за ним созревание влечёт за собой отмирание растения. Зарождающаяся в тканях растения жизнь новых индивидуумов приводит к гибели растения, породившего эту жизнь,— происходит смена поколений. Репродуктивный процесс растения, таким образом, несёт смерть отживающему материнскому растению и жизнь вновь зарождающимся в нём организмам.

Известны многие растения, которые в одних экологических условиях быстро проходят весь цикл развития, а будучи перенесены в другую обстановку, только увеличиваются в размерах, непрерывно образуют вегетативные органы — стебли, листья и корни, а к плодоношению не переходят. Эти случаи говорят о том, что наступление или задержка репродуктивного развития растений зависит от условий среды, в которых они произрастают.

В замечательных опытах Гарнера и Алларда было показано, что развитие растений зависит от продолжительности дневного освещения, что природе растений свойственна фотопериодическая реакция, т. е. реакция на изменение длины дня.

Если фотопериодическая реакция как приспособительная к длине дня имеет в своей основе ускорение или задержку цветения и плодоношения растений, то выяснение её внутренней при-

роды сулило дать разгадку самых тонких сокровенных процессов перехода растений от вегетативного роста к репродуктивному развитию — к цветению и плодоношению.

В наших ранних работах по изучению природы репродуктивного развития мы столкнулись с необходимостью связать эту проблему с вопросами общего механизма фотопериодической реакции цветения. При выяснении этого механизма последовательность решения вопросов представлялась нам в таком виде:

- 1) выяснение зависимости действия продолжительности дневного освещения от возраста растений;

- 2) выяснение места локализации действия этого фактора;

- 3) выяснение природы тех процессов, которые возникают в растительных тканях с первого момента приложения фотопериодического действия.

Последовательное изучение этих трех вопросов проводилось нами в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР начиная с 1932 г. Решение первого вопроса было значительно легче последующих благодаря тому, что мы располагали работами различных авторов, которые подвергали растения действию разной длины дня в самом различном возрасте и наблюдали ускорение или задержку репродуктивного развития.

Специальные опыты, поставленные нами в 1933 и 1935 гг., показали, что зеленое здоровое растение, не обладающее длительным этапом ювенильности, восприимчиво к фотопериодической реакции в любом возрасте, начиная с первого зеленого листка, и способно ускорять цветение, коль скоро оно попадает в световые условия, благоприятствующие его переходу от вегетативного роста к репродуктивному развитию.

Изучение следующего вопроса показало, что, даже установив локализацию светового воздействия, мы не можем остановиться на изучении процессов, проходящих только в тех органах и тканях, которые непосредственно воспринимают этот импульс. В своем переходе от вегетативного роста к репродуктивному развитию растение предстало как целостный организм, все части которого тесно сопряжены друг с другом и составляют целую координационную систему связей и взаимоотношений. Возникла необходимость разобраться в этой системе, выяснить те взаимоотношения отдельных частей, которые дают начало цветению растений. Работа над разрешением этой задачи одновременно и невольно отвечала и самому последнему и наиболее важному вопросу о природе этого процесса. Далеко не решая его в полной мере, она позволила углубить его изучение, результатом чего явилось представление о цветообразующем гормоне растений, образование и накопление которого определяет наступление цветения и плодоношения.

Изложение результатов этого изучения и составляет содержание данной главы. Экспериментальная работа проводилась в течение 5 лет (1932—1936 гг.). Не все из того, что было сделано, нашло здесь свое отражение. К постановке отдельных изложенных

здесь опытов вел путь долгих исканий. Понятно поэтому, что развитие идеи о цветообразующем гормоне растений показано здесь не в той последовательности во времени, в какой были поставлены опыты, а в том порядке, которого требует логика дела.

ВОЗРАСТ РАСТЕНИЙ И РЕПРОДУКТИВНОЕ РАЗВИТИЕ

Опыты ставились с видами растений, не имеющими ярко выраженного или длительного периода ювенильности. В большинстве опытов по искусственному изменению длины дня такие растения ставились в различные световые условия с самого начала появления всходов и до получения эффекта, когда одни начинали зацветать, а другие оставались в состоянии вегетативного роста. Впоследствии было показано, что можно выдерживать растения первые несколько дней при одних фотопериодах, а затем переносить на другие и все же влияние предварительного светового режима будет сильно сказываться. Так, если растения короткого дня выдерживать некоторый период с момента появления всходов на коротком дне, а затем переставить на длинный день, то они зацветут и дадут плоды значительно быстрее, чем в случае, если бы они все время находились на длинном дне. Впервые это показал Эгиз [1928] на двух сортах сои, которые цвели и созревали на широте Ленинграда только благодаря тому, что в начале своего развития получали некоторое время (в течение 20 дней) искусственно укороченный день.

Так как по истечении периода кратковременного воздействия коротким днем никаких видимых различий между растениями, подвергавшимися этому воздействию и не подвергавшимися, не было и эффект проявлялся лишь значительно позже, то это явление, проверенное на целом ряде растений, получило название фотопериодического последствия (Максимов, 1929; Разумов, 1930а), или фотопериодической индукции [Любименко, Щерлова, 1932]. Эти опыты привели к выводу, что особенно восприимчивым к действию измененной длины дня растение является в молодом возрасте. Эмерсон [Emerson, 1924], однако, показал, что и в более позднем возрасте однолетние растения весьма чувствительны к изменению длины дня. Растения однолетнего и многолетнего теозинте, кукурузы и их гибрид были выставлены на короткий день примерно через месяц после появления всходов. Теозинте и его гибриды с кукурузой, находившиеся на коротком дне, зацвели на 2 с лишним месяца раньше, чем стоявшие на длинном дне. Если растения выставлялись на короткий день позднее, то и цветение у них начиналось позднее.

На вопрос о том, насколько чувствительны растения различного возраста к действию фотопериодов, ускоряющих их развитие, могли бы дать ответ опыты, в которых растения подвергались кратковременному влиянию измененной длины дня в различные периоды онтогенеза.

Такой опыт был поставлен нами в 1933 г. с просом (*Panicum miliaceum* L.) [Чайлахян, 1933а]. После появления всходов часть растений была выставлена на короткий 10-часовой день; остальные растения в это время находились в естественных условиях освещения. По истечении 7 сут первые растения были переставлены с короткого дня на длинный, и на их место были поставлены новые растения. Таким образом, смена растений на коротком дне проводилась 8 раз, причем охвачен был период онтогенеза в 56 дней.

Оказалось, что растения проса в самом различном возрасте чувствительны к кратковременному (7-дневному) воздействию коротким днем. Из этого опыта можно сделать вывод, что, в принципе, начиная с появления первого зеленого листа, растения восприимчивы к фотопериоду, ускоряющему их цветение.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ

На изменение длины дня реагируют только те части или ветви растений, для которых изменяются световые условия. Это хорошо можно наблюдать на тех растениях, которые сильно ускоряют цветение под влиянием искусственно укороченного дня. К таким растениям относятся хризантема (*Chrysanthemum indicum*), перилла (*Perilla pankinensis*) и просо, с которыми и были проведены в 1935 г. наши опыты. В этих опытах различные части растений получали различную длину дня.

Растения хризантемы сорта Мария Белая были декапитированы, а ниже срезанной верхушки было оставлено по 2 боковых побега. Часть растений была оставлена на длинном дне, другая часть поставлена на укороченный до 10 ч день и, наконец, на нескольких растениях одна ветвь получала длинный, а другая — короткий день. Ветвь на длинном дне вела себя так же, как и целиком находящееся на длинном дне растение: у контрольного растения на длинном дне период от начала опыта до цветения был 136 дней, а у ветви на длинном дне — 144 дня. Ветвь на коротком дне расцвела одновременно с растением, целиком стоявшим на коротком дне. Здесь цветение наступило в 2 раза скорее — через 75 дней. Все это ясно видно на рис. 1, где справа — растение на длинном дне еще очень далеко от цветения и ему подобна незакрывавшаяся ветвь среднего растения. Другая ветвь (слева) этого растения на коротком дне пышно расцвела так же, как и слева стоящее растение на коротком дне.

Эти опыты показали, что у растений реакция на изменение длины дня имеет местный характер и взаимного влияния, ускоряющего или задерживающего цветение, у отдельных ветвей и стеблей нет. Эти факты полностью подтверждают те опыты, которые ранее Гарнер и Аллард [Garner, Allard, 1925] проводили с растением космоса.

Локализация действия фактора, ускоряющего цветение, позволила нам сделать попытку коренным образом изменить тот

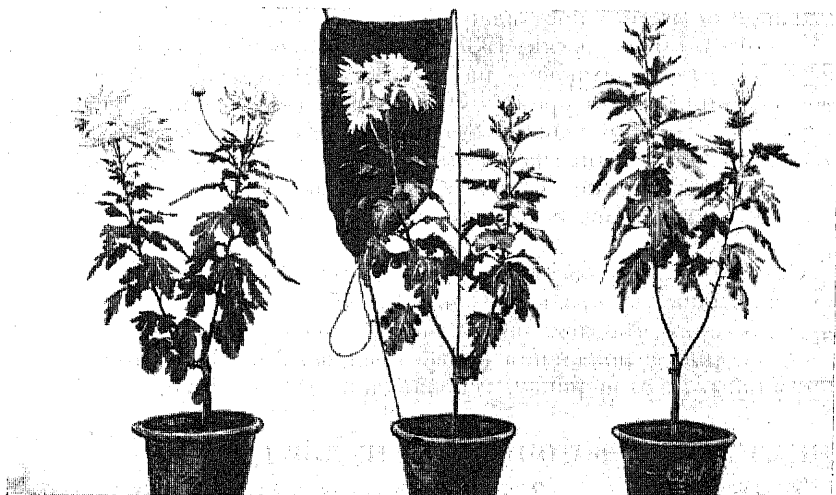


Рис. 1. Локализация фото-
периодической реакции у
хризантемы (фото 14.X
1935 г.)

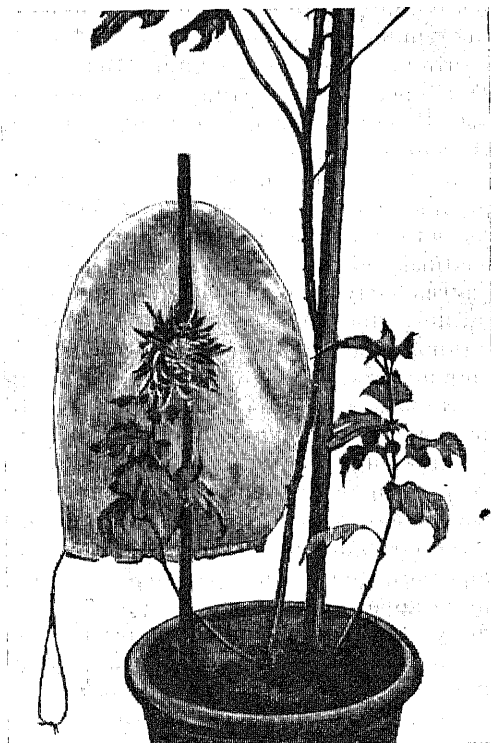


Рис. 2. Цветение поросле-
вого побега хризантемы под
влиянием короткого дня
(фото 19.X 1936 г.)

порядок в образовании цветков, который характеризует определенный тип растений.

С этой целью в следующем опыте с хризантемой сорта Шредер были отобраны 2 растения, у которых от подземной части стебля с двух противоположных сторон отходило по одному небольшому побегу. На каждом растении один из побегов стал получать 10-часовой день, другой побег и все растение целиком были оставлены на длинном дне. Под влиянием короткого дня побеги начали бутонизировать, образовали по одному вполне раскрывшемуся цветку и по несколько бутонов. Побеги, находившиеся на длинном дне, продолжали расти и бутонов не образовали. Никаких признаков цветения не было и на основном стебле (рис. 2).

Все эти опыты дают одинаковый, четко выявившийся результат: действие фактора, вызывающего репродуктивное развитие или ускоряющего его наступление, строго локализовано в отдельных частях растения.

ЗНАЧЕНИЕ ЛИСТЬЕВ КАК ОРГАНОВ, ВОСПРИНИМАЮЩИХ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЙ ИМПУЛЬС К РЕПРОДУКТИВНОМУ РАЗВИТИЮ РАСТЕНИЙ

Для выяснения вопроса, где воспринимается фотопериодический импульс, необходимо рассмотреть, из каких органов и тканей состоит отдельная ветвь или побег, которые попадают под действие условий, ускоряющих развитие. Местом, где морфологически выявляется внутреннее состояние растения, растет ли оно вегетативно, непрерывно образуя листья, или переходит к репродуктивному развитию, образуя бутоны и цветки, являются верхушечные почки побегов (главного и боковых). В то же время основная функциональная деятельность растения, определяющая самое его существование, проходит в зеленых листьях. В отдельной ветви или побеге имеются и почки, и листья, которые в приведенных выше опытах получали одинаковый световой режим. Чтобы выяснить вопрос, какая же часть или поверхность растения воспринимает фотопериодический импульс, ускоряющий цветение, необходимо создать различный световой режим для стеблевых почек и для листьев на одном и том же растении.

С этой целью нами и были поставлены опыты с некоторыми растениями. Так, определяющая роль листовой поверхности в восприятии фотопериодического воздействия выявилась в целом ряде опытов с хризантемами, проведенных в 1935 и 1936 гг. [Чайлахян, 1936а].

В самом первом опыте у взрослых растений хризантемы сорта Шредер были удалены верхушка, все листья и побеги, кроме одного самого верхнего бокового побега и листа, в пазухе которого находился боковой побег. На самом побеге все листья также были удалены, а появляющиеся в течение опыта срезали через каждые

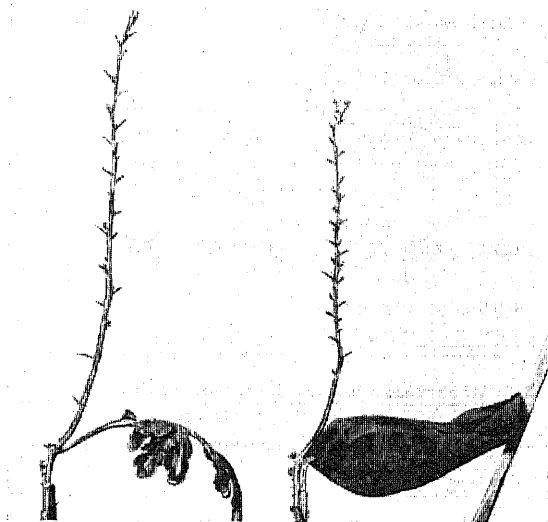


Рис. 3. Состояние верхних боковых побегов у хризантемы в зависимости от светового режима листьев (фото 22.X 1935 г.)

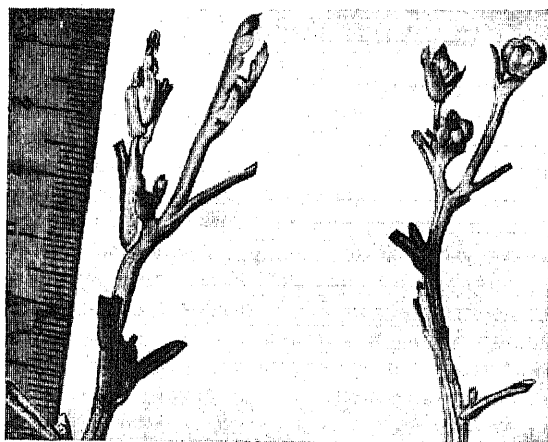


Рис. 4. Появление бутонов у побега (*справа*), сидящего в пазухе листа, находившегося на коротком дне (фото 22.X 1935 г.)

2—3 дня. На одном растении лист получал длинный день, на другом — 10-часовой короткий день, тогда как побег и остальная часть растения оставались на длинном дне. В конце опыта у первого растения на длинном дне растущий побег оставался вегетативным, у второго растения с листом на коротком дне на верхушке побега образовалось несколько бутонов. Эти изменения хорошо видны на рис. 3 и 4. На рис. 3 показан способ укорочения длины дня и состояние побегов к концу опыта; на рис. 4 видна бутонизация верхушки побега, сидящего в пазухе листа, получавшего короткий день. Ускорение цветения побега возникло благодаря тому, что листовая пластинка подверглась воздействию

короткого дня. Изменения, возникшие в листовой пластинке, передались в стеблевую почку; лист растения решил судьбу формирования побега и его переход от вегетативного роста к цветению.

В данном опыте выяснилось, что поверхностью, воспринимающей фотопериодическую реакцию, являются листья, точнее, листовые пластинки. Это, однако, не решает вопроса о роли стеблевых почек в этом процессе. Для того чтобы получить представление о степени участия почек в непосредственном восприятии длины дня, необходимо иметь растения, у которых листья находились бы в одинаковых световых условиях, а обезлиственные побеги в одном случае получали бы короткий день, а в другом — нет.

К выводу о главной роли листьев в восприятии фотопериодического воздействия пришли также Б. С. Мошков [1936а, 1936б], работавший с хризантемами, и Г. П. Псарев [1936] в опытах с соей. В этих, как и в наших описанных выше опытах, не было той предельной ясности в анализе взаимоотношений и корреляций между листьями и стеблевыми почками, какой требует этот принципиальный вопрос. Поэтому в 1936 г. нами был вновь поставлен большой опыт на эту же тему, основная схема которого была подготовлена предшествующими исканиями и экспериментами.

В качестве объектов в этих опытах были взяты 2 сорта крупноцветной хризантемы Шредер и Мария Белая. И с тем, и с другим сортом опыт проводился по вполне аналогичной схеме. На каждом растении были срезаны все верхние листья, кроме двух самых маленьких верхушечных почек, с целью полностью оголить верхние части стеблей. Все расположенные ниже листья сохранены, но все боковые побеги, сидящие в пазухах этих листьев, срезаны. Благодаря такой формовке на растениях верхушка главного стебля пространственно была отдалена от листьев и создана система: листья — стеблевые почки. Растения были разделены на 4 группы: растения первой группы целиком оставлены на длинном дне (контроль); растения четвертой группы целиком поставлены на короткий день (контроль); у растений третьей группы обезлиственная верхушка стебля оставлена на длинном дне, а все листья — на коротком дне; у растений второй группы, наоборот, на длинном дне оставлены листья, а обезлиственная верхушка главного стебля — на коротком дне.

На обезлиственных верхушках непрерывно появлялись новые листья, которые в течение всего опыта подрезали через каждые 3—4 дня. Одновременно удаляли все побеги, появляющиеся как в пазухах листьев, так и по всей длине стебля. У растения хризантемы верхушечная почка главного стебля обычно с течением времени задерживается в росте, за счет чего начинают быстро расти боковые побеги. Из этих верхних боковых побегов на каждом растении было оставлено по 3, так что к концу опыта главный стебель в своей обезлиственной верхней части заканчивался верхушкой, разветвляющейся на 3 одинаковых побега.

Ясное представление о результатах опыта можно получить по рис. 5. На рис. 5, а показаны растения сорта Шредер в тот момент, когда они покрыты футлярами. Сравнивая 2 растения слева, можно видеть, что растение, целиком стоявшее на длинном листе, имеет все еще вегетативные побеги, растение же, у которого листья в нижней части стебля находились на коротком дне, имеет на побегах крупные цветки. У двух растений справа короткий день получали: у одного только обезлиственные побеги, а у другого — и побеги, и листья. Если снять футляры со всех растений (рис. 5, б), то можно видеть, что в случае покрывания только побегов растения остаются в состоянии вегетативного роста, если же покрываются и побеги, и листья, то образование цветков идет так же, как если бы покрывались только одни листья.

Результаты этого опыта, равно как и предыдущих, делают неизбежным такое заключение: процессы, вызванные изменением продолжительности дневного освещения и ведущие к цветению растений, проходят в листовых тканях; формативные процессы, проходящие в стеблевых почках, представляют собой вторичные изменения, определяемые функциональной деятельностью листьев.

СПЕЦИФИЧНОСТЬ ПРОЦЕССОВ РОСТА И РЕПРОДУКТИВНОГО РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Описанные выше опыты показали, какие коррелятивные отношения возникают между листьями и стеблевыми почками в течение развития растений. Фотопериодический импульс, ускоряющий цветение, воспринимается листом и передается в почку, для его выявления необходима система: лист — стеблевая почка. В отдельной ветви или побеге, подвергающихся воздействию фактора, ускоряющего развитие, эта система налицо: есть и листья, и почки. Листья (как воспринимающая поверхность) передают стимул в почку того же побега. В силу этого реакция носит строго локальный характер.

Если пространственно отделить листья от почек, оставив первые на одном конце растения, вторые — на другом, то искусственно возникает новая система: листья — почки. При этом листья, как и в первом случае, воспринимают импульс и передают его уже не в почку побегов, сидящих в их пазухах (так как последние удалены), а в единственные имеющиеся почки на верхней части стебля. В силу этого стимул распространяется на такое расстояние, на какое отстоят друг от друга конечные пункты искусственно созданной системы: листья — почки.

Листья могут оказывать влияние на почки лишь при наличии материальных носителей, способных к транспорту по стеблю и направляющих формирование побегов в сторону репродуктивного развития. Являются ли этими материальными носителями те же самые вещества, которые представляют собой строительный материал (в первую очередь ассимилянты), или помимо этих ве-

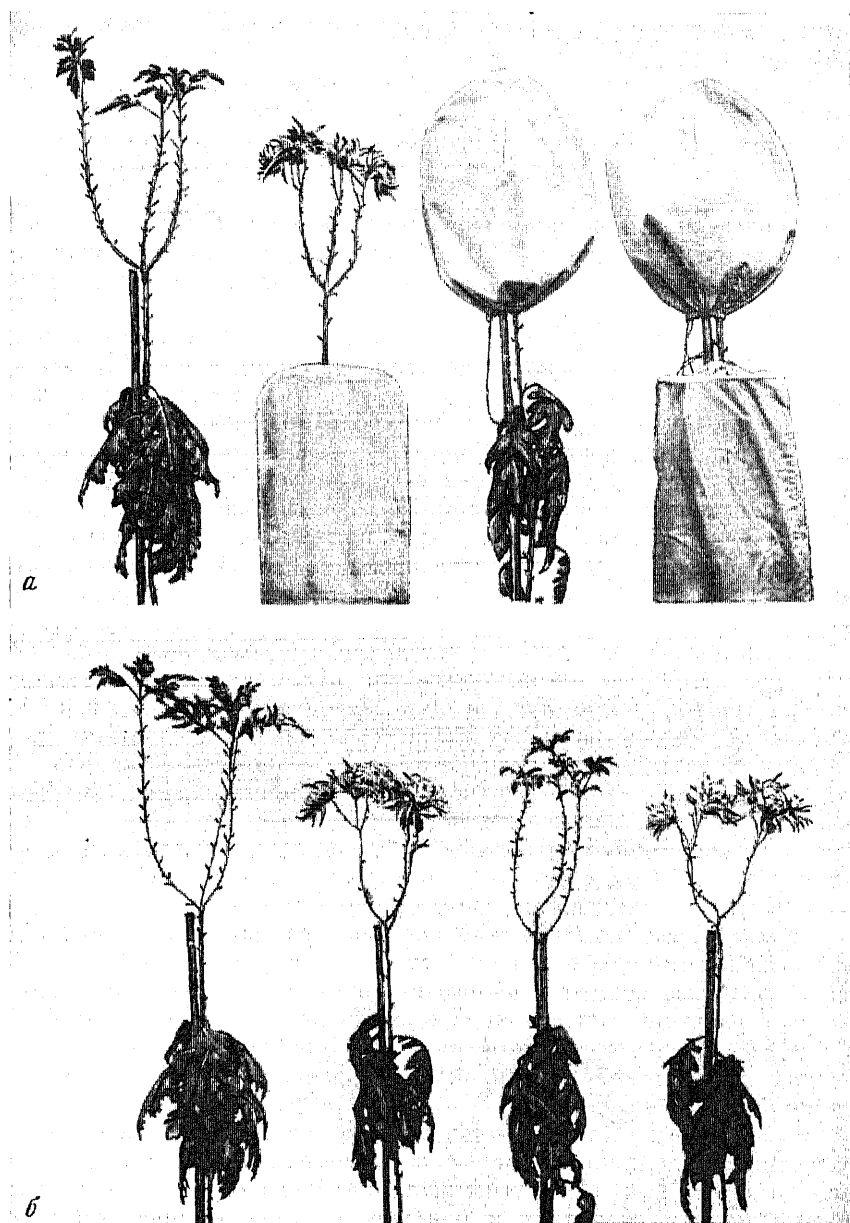


Рис. 5. Значение листьев и стеблевых почек в восприятии фотопериодического воздействия у хризантемы (фото 19.X 1936 г.)

a -- растения с футлярами, *б* -- растения без футляров

ществ из листьев в точки роста притекают специфические вещества с регуляторной функцией?

Чтобы ответить на поставленный выше вопрос, надо было показать, в какой связи протекают процессы развития и процессы роста, и выявить специфичность тех качественных изменений, которые определяют наступление репродуктивного развития у растений.

С целью выявить взаимоотношения ростовых процессов и процессов развития в 1935 и 1936 гг. нами были поставлены опыты с рядом культурных растений, которые выращивали на длинном и коротком дне.

Общей задачей опытов было сравнение роста и развития большого набора разнообразных растений, растущих с момента всходов в условиях постоянного светового режима: на длинном и коротком дне. Об интенсивности ростовых процессов можно было судить по высоте растений, взятых в различные сроки, а также по накоплению сухого вещества как конечного продукта ассимиляционной деятельности растения, о развитии растений — по темпам бутонизации, цветения и созревания семян. Эти простые показатели были взяты в качестве признаков, с помощью которых можно было бы установить взаимоотношения между ростом и развитием растений.

Как и следовало ожидать, поведение взятых в опыт растений было различным на разной длине дня. Длиннодневные растения быстро развивались на длинном дне: бутонизировали, цвели и образовывали семена и задерживались в развитии на коротком дне. Короткодневные растения, наоборот, на длинном дне развивались крайне медленно, а на коротком дне быстро переходили к образованию бутонов, цветков и плодов.

Рост, увеличение размеров и накопление сухого вещества происходили более интенсивно на длинном дне у всех растений независимо от характера их фотопериодической реакции.

Таким образом, фотопериодическая реакция, противоположная для различных растительных форм, имеет в своей основе лишь процессы репродуктивного развития и не распространяется на рост растений. Рост и продукция сухого вещества находятся в прямой связи с продолжительностью дневного освещения: чем больше длина светового дня, тем больше рост растений и накопление сухого вещества.

У некоторых растений больший рост сочетается с ускоренным развитием, а меньший рост — с замедленным развитием (растения длинного дня). У других растений больший рост сочетается с замедленным развитием и меньший рост — с ускоренным развитием (растения короткого дня). Все эти сочетания становятся ясными, если посмотреть на рис. 6 и 7, на которых показано состояние растений горчицы и конопля на разной длине дня.

Горчица (растение длинного дня) на длинном дне имеет большие размеры и цветет, на коротком же дне — малые размеры и не цветет. Конопля (растение короткого дня) на длинном дне

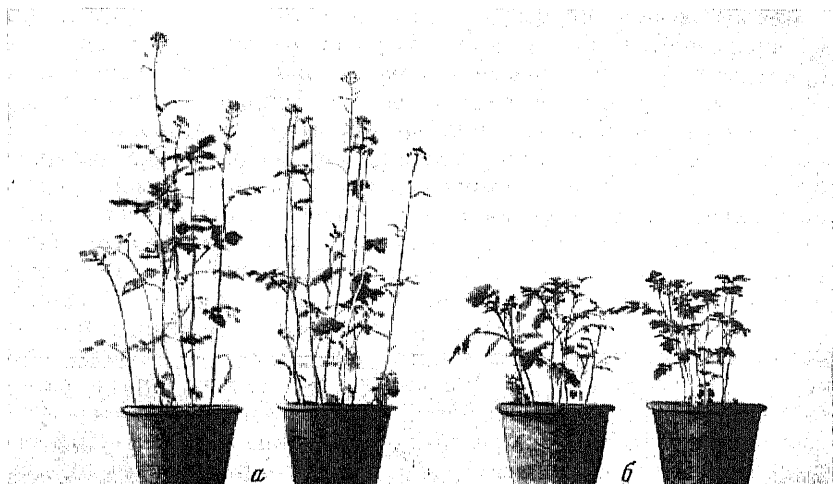


Рис. 6. Рост и развитие горчицы на длинном (а) и коротком (б) дне
(фото 26.VIII 1935 г.)

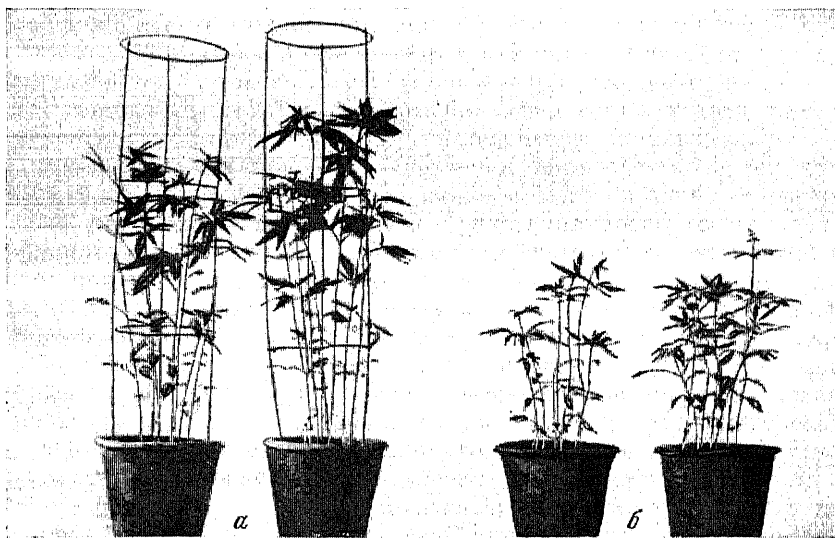


Рис. 7. Рост и развитие копопи на длинном (а) и коротком (б) дне
(фото 26.VIII 1935 г.)

имеет большую вегетативную массу, но не цветет; на коротком дне растения низкорослые и цветут.

Такое свободное сочетание процессов роста и развития говорит о том, что эти процессы в своих темпах независимы друг от друга и представляют собой явления не однозначные.

Следовательно, процессы репродуктивного развития растений не определяются процессами их роста и условиями питания. Процессы развития протекают в растительных тканях независимо от темпов роста растений и по своей природе специфичны.

В основу деления растений по характеру фотопериодической реакции Гарнер и Аллард положили репродуктивное развитие растений, или, точнее, цветение, так как именно с этой стороны растительные формы проявляли наиболее ярко различное отношение к продолжительности дневного освещения. Среди многочисленных последующих исследований в то время мы встретили лишь одно, имеющее целью обосновать отношение растений к длине дня не со стороны их репродуктивного развития, а по признакам пророста и накопления сухого вещества. В. Н. Любименко и О. А. Щеглова [1927] в опытах с тремя группами растений — тропических, арктических и умеренных стран — сопоставили влияние длины дня на темпы развития, рост и накопление сухого вещества. Они нашли, что максимальная общая продукция сухого вещества у растений тропических получается при длине дня не выше или немного выше 12 ч в сутки, у растений средних широт и арктических — при длине дня, значительно превышающей 12 ч. Авторы обнаружили, что это свойство растений имеет приспособительный характер, почему и реакция их на длину дня была названа фотопериодической адаптацией.

Таким образом, накопление сухого вещества и связанный с ним рост у одних растений совпадает с быстрым переходом к репродуктивному развитию; у других растений такого совпадения нет. Так, растения короткого дня — соя, просо, конопля и другие — с повышением продолжительности дневного освещения увеличивают накопление сухого вещества, усиливают рост, но задерживаются в цветении. Растения длинного дня — горчица, пшеница, люпин и другие — в условиях более длинного дня тоже повышают накопление сухого вещества и усиливают рост; одновременно с этим они быстро зацветают и переходят к плодоношению. Поскольку накопление сухого вещества и рост тесным образом связаны с фотосинтезом и первичными его продуктами — углеводами, эти сочетания роста и развития у разных растений сами по себе показывают, что цветение растений не находится в прямой зависимости от увеличения содержания углеводов в листьях, как думал Клебс [Klebs, 1904].

Более того, это можно было показать, производя прямые определения углеводов в листьях растений, находящихся в различных световых условиях и в силу этого цветущих или нецветущих. Нами [Чайлахян, Ярковая, 1938] были проведены определения содержания углеводов в листьях хризантемы, подсолнечника (*Helianthus annuus*) сорта Кубанский 631 и периллы (растений короткого дня), а также горчицы и ячменя (растений длинного дня). Определения производили в пробах из листьев, снятых с одновозрастных растений, находившихся в репродуктивной стадии развития при одних световых условиях и

в стадии вегетативного роста при других. Определение содержания растворимых сахаров в листьях растений на длинном и коротком дне показало, что у всех растений оно выше на длинном дне.

У всех взятых растений короткого дня (хризантема, подсолнечник и перилла) величина отношения содержания растворимых сахаров к содержанию растворимых азотных соединений выше на длинном дне, тогда как цветение растений идет на коротком дне, а на длинном — растения остаются в фазе вегетативного роста.

У растений длинного дня большая продолжительность дневного освещения действует в одинаковом направлении и на цветение, ускоряя его, и на образование углеводов, увеличивая их содержание. Однако процессы эти не связаны друг с другом, возникают каждый в отдельности под влиянием непосредственно действующего на них светового фактора. Следовательно, у растений длинного дня налицо лишь совпадение этих двух показателей — увеличения концентрации сахаров и ускорения цветения, а не закономерная связь между ними. Таким образом, количество растворимых углеводов и величина их отношения к количеству растворимых азотных соединений (C/N) не обуславливают наступления цветения растений.

Взаимоотношение листьев и почек при переходе побега от вегетативного роста к образованию цветков представляет собой явление коррелятивного характера.

В связи с этим вставал вопрос о возможной роли в этих процессах ауксинов.

Изменения в растениях, вызываемые ауксинами, ставят вопрос о возможной их роли и в образовании цветков, и переходе растений от вегетативного роста к репродуктивному развитию.

К такой мысли склонялся Н. Г. Холодный [1937], считающий, что от концентрации ростовых гормонов в меристематической ткани почек зависит развитие растений, включая цветение и образование плодов и семян.

Выяснить, в какой связи находятся образование ауксина и изменение его концентрации с цветением растений, можно было при создании для растений одного возраста разных фотопериодических условий, способствующих цветению и плодоношению и задерживающих репродуктивное развитие.

Специальная работа в этом направлении была проведена нами совместно с Л. П. Ждановой [Чайлахян, Жданова, 1938]. Опытными растениями служили просо Саратовское, конопля сорта Новгород-Северская, подсолнечник Кубанский 631, перилла и хризантема — растения короткого дня; подсолнечник Саратовский ранний — растение нейтральное к длине дня; горчица белая (*Sinapis alba* L.) и люпин сизый (*Lupinus angustifolius* L.) — растения длинного дня.

Концентрация ауксина определялась в растениях по диффузионному методу Вента [Went, 1928]. Оказалось, что у длинно-

дневных и нейтральных видов активность ауксина всегда выше на длинном дне. Это происходит независимо от того, находятся ли растения на длинном дне в вегетирующем состоянии, как и на коротком дне, или они уже перешли к цветению.

Как и у длиннодневных растений или нейтральных к длине дня, активность ауксина у типичных короткодневных растений выше на длинном дне.

Следовательно, образование ауксинов у всех растений независимо от их фотопериодической реакции происходит более интенсивно на длинном дне. Рост растений также интенсивнее на длинном дне. Увеличение уровня ауксинов коррелирует с ростом растений.

Репродуктивное же развитие растений, их цветение и плодоношение не зависят от уровня ауксинов.

Кратко говоря, рост растений зависит от накопления в них ассимилятов и от уровня ростовых гормонов. Развитие растений не стоит в прямой зависимости ни от темпов накопления ассимилятов, ни от накопления ростовых гормонов.

Переход растений к репродуктивному развитию (цветению и плодоношению) не может быть объяснен ни с точки зрения теории Клебса о значении преобладания углеводов над азотсодержащими веществами, ни на основе предположения о возможной регуляторной роли ростовых гормонов.

ОБРАЗОВАНИЕ В ЛИСТЯХ ГОРМОНА ЦВЕТЕНИЯ

Возникает вопрос о том, каковы же материальные носители, которые передают индуцированное длиной дня влияние, ускоряющее репродуктивное развитие, из листьев в почки побегов. Нужно признать, что этими носителями являются не ассимиляты и не ауксины, а специфические вещества с регуляторной функцией. Притекая из листьев в почки вместе с ассимилятами, эти специфические цветообразующие вещества направляют использование ассимилятов на образование цветков.

Идею о возникновении в растениях особых органобразующих веществ впервые высказал Сакс [Sachs, 1880, 1882]. Однако, находясь на уровне современной ему науки, Сакс не мог привести фактов, подтверждающих эту идею.

Полученные нами данные — зависимость формообразования побегов от процессов, протекающих в листьях, передача влияния, вызываемого длиной дня, из листьев в точки роста и специфичность процессов репродуктивного развития, отличающая их от ростовых процессов, — все эти факты позволили сделать вывод о гормональной природе процессов развития растений.

Подобно тому как в ростовых процессах регуляторная функция принадлежит ауксинам, в процессах развития эту роль играет особый гормон цветения растений. Цветение растений и образование семян наступает в результате образования в листьях и передачи в почки достаточного количества гормона цветения.

ЦВЕТЕНИЕ ВЕГЕТИРУЮЩИХ РАСТЕНИЙ ПРИ ПРИВИВКАХ НА ЦВЕТУЩИЕ

Если осуществимо передвижение гормона цветения из одной части в другую через живые клетки растения, то можно ожидать, что такое движение произойдет и в случае, когда живой тканью соединяются части различных растений одного и того же вида. Такое соединение имеет место при трансплантации или прививках растений.

Для наблюдения за передвижением гормона из одного растения в другое нужно было иметь такое сочетание привитых компонентов, при котором один из них имел бы гормон цветения, а другой нет. Этого можно было достигнуть или путем прививки отрезка вегетирующего растения на цветущий подвой, или путем предварительного срачивания двух вегетирующих компонентов и последующей индукции одного из них к образованию цветков. И в том, и в другом случае вегетативное состояние опытного прививочного компонента являлось бы показателем отсутствия гормона цветения, а цветение — показателем его наличия.

Оба способа изучения движения гормона через место прививки были испытаны нами на растениях короткодневного вида периллы красной в 1936 г.

Для прививок были взяты взрослые вегетирующие растения, все время произраставшие на длинном дне. Одни из вегетирующих растений были взяты в качестве подвоев; на этих подвоях были привиты верхушки, срезанные с других, тоже вегетирующих растений. После прививки все оперированные растения находились на длинном дне, исключаящем возможность накопления цветообразующего гормона у привитых растений.

Затем были отобраны растения с хорошо прижившимися на них верхушками и поставлен опыт.

Одни растения целиком оставлены на длинном дне так, что все изменение у них по сравнению с контрольными целыми растениями состояло лишь в том, что вместо своей верхушки они были снабжены верхушкой других растений (контрольные прививки). Другие растения также целиком были оставлены на длинном дне, но у подвоев были срезаны все боковые вегетативные побеги, сидящие в пазухах листьев, — контрольные прививки с удалением побегов у подвоев. У следующего варианта привитых растений верхушки-привои были оставлены на длинном дне, как это было до прививки, подвой же был поставлен в условия короткого 10-часового дня. У растений последней группы верхушки-привои также были на длинном дне, а подвой на коротком дне, но у них были срезаны все боковые пазушные побеги.

Основной замысел опыта состоял в том, чтобы с помощью короткого дня вызвать образование гормона цветения в листьях подвоев и направить этот гормон в привитые вегетирующие верхушки.

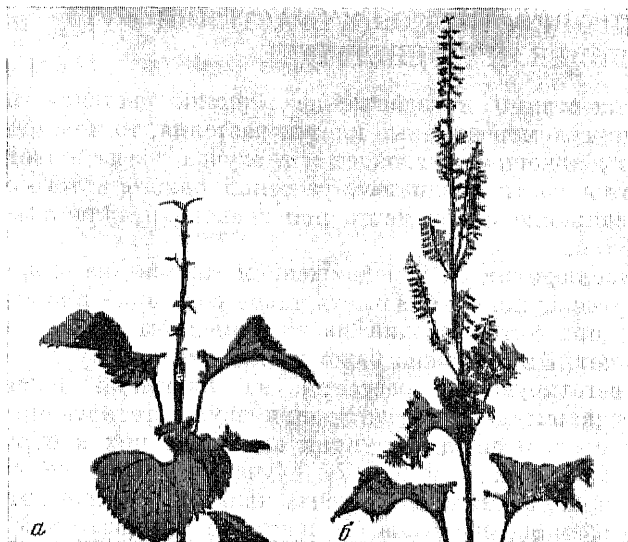


Рис. 8. Цветение верхушки периллы, привитой на подвой, получающий короткий день (б) (фото 16 IX 1936 г.)

а — контроль

Сначала верхушки-привои контрольных растений на длинном дне ничем не отличались от верхушек, привитых на подвой на коротком дне. Затем картина резко изменилась: верхушки, привитые на те подвои, которые получали короткий день и у которых удалялись боковые побеги, начали образование своих побегов и зацвели (рис. 8).

Этот опыт показывает, что вместе с ассимилятами снизу из листьев подвоя в верхушки привоя движется гормон цветения, который и вызывает здесь образование цветков. Этот опыт показывает также, что движение гормона цветения наступает в том случае, если удаляются естественные центры притяжения — побеги, сидящие в пазухах листьев, продуцирующих этот гормон. Если же в пазухах листьев оставляются свои побеги, то основная масса вырабатываемого гормона направляется в эти побеги и через место прививки в привой не передается.

Таким образом, мы видим, что то обязательное условие, при котором мы наблюдали движение цветообразующего гормона у хризантем, т. е. наличие системы листья—почка, сохраняет свою силу и для периллы.

Другой опыт с периллой был поставлен таким образом, что еще до прививки в растениях-подвоях было вызвано накопление гормона цветения, а после прививки все опытные растения целиком выдерживались на длинном дне. В этом опыте уже во всех случаях у подвоев удалялись свои побеги, чтобы создать беспре-

пятствешное передвижение гормона цветения из листьев подвоев в почки привоев [Чайлахян, Ярковая, 1937].

В течение 40 дней с момента прививки верхушки оперированных растений ничем не отличались друг от друга, но к концу опыта на всех верхушках, привитых на цветущих подвоях, появились зачатки цветочных побегов, которые изо дня в день развивались, начали распускать цветки и образовывать плоды. Это хорошо видно на рис. 9.

Ни в одном случае у верхушек, привитых на вегетирующих растениях, образования цветочных побегов не было. Этот опыт показывает, что в растении под влиянием короткого дня происходит образование гормона цветения. После прививки на такое растение вегетативного отрезка другого растения этот гормон передвигается через место прививки вместе с ассимилятами и направляет их на образование цветков и семян привоя.

УСЛОВИЯ ОБРАЗОВАНИЯ ГОРМОНА ЦВЕТЕНИЯ И ОБЩНОСТЬ ЕГО ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ ВИДОВ

Выяснению общности природы гормона цветения для разных растений могло помочь сравнение растений не только различных по фотопериодической реакции, но и отличающихся в систематическом отношении. Это необходимо было сделать, потому что гормон по своей природе мог быть специфичным для отдельных растительных видов. Общность или специфичность гормона у различных растительных видов экспериментально могла быть выяснена при помощи прививок растений.

С целью подойти к решению вопроса об общности гормона для различных родственно близких растительных видов в 1936 г. был проведен следующий опыт. Для опыта были взяты топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.) и подсолнечник (*Helianthus annuus*). Топинамбур на естественном длинном дне не цветет. Как показали наши опыты, искусственно сокращая день, это растение можно побудить к тому, что оно начинает бутонизировать и цвести.

Легкая приживаемость топинамбура на подсолнечнике позволила взять в качестве другого прививочного компонента-подвоя подсолнечник Саратовский ранний 0169. Опыты, проведенные с этим сортом подсолнечника, показали, что он одновременно зацветает на 10-часовом и длинном дне; в последнем случае растения получают более крупными с хорошо развитыми листьями и большой корзиной. Поэтому для опыта с прививкой подсолнечник выращивали на длинном дне. Цветение подсолнечника само по себе является показателем того, что в этот период времени в его листьях накапливаются большие количества гормона цветения. Прививки топинамбура на подсолнечник ранее были проведены в опытах И. С. Горикова [1929]. В наших опытах на подвой подсолнечника прививали обезлиственные верхушки,

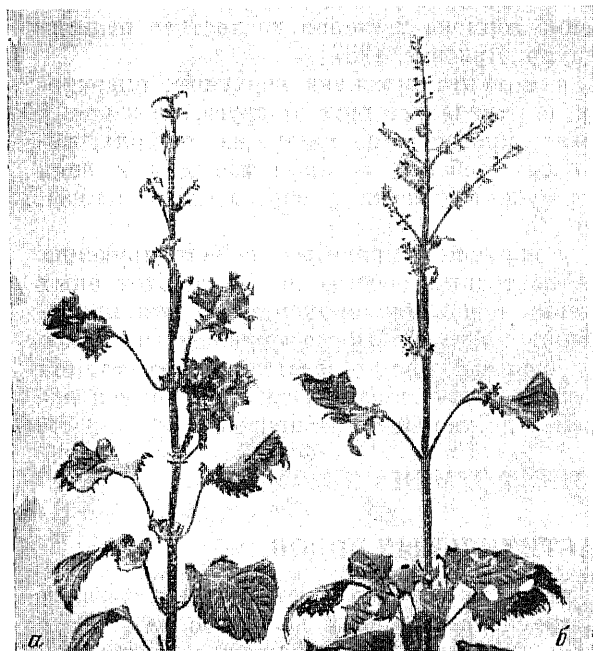


Рис. 9. Начало созревания семян у верхушки периллы, привитой на лодвой, получивший короткий день до прививки (б) (фото 27.VIII 1938 г.)

а — контроль

а также глазки топинамбура. Опыт проводили на длинном дне.

Спустя 30 дней после операции на верхушках топинамбура, привитых на подсолнечнике, а также на побегах, привитых глазком, началось образование бутонов (рис. 10). На верхушках топинамбура, привитых на топинамбуре (контрольные прививки), продолжался вегетативный рост и непрерывное образование листьев.

Этот опыт показывает, что гормон цветения не специфичен в своем действии для разных фотопериодических групп и отдельных родственных растительных видов, а имеет общую природу для различных растений.

НАКОПЛЕНИЕ ГОРМОНА ЦВЕТЕНИЯ В ЛИСТЬЯХ И ЕГО ОТТОК В СТЕБЛЕВЫЕ ПОЧКИ

Опыты с прививками показали, что не весь возникающий в листьях гормон цветения сразу передвигается в стеблевые почки. При удалении цветущей верхушки и боковых цветущих побегов листья снабжают привитый чужой побег гормоном, оставшимся в них и не потребленным своими почками.

Если у растения при определенных условиях длины дня в листьях образуется гормон, который сейчас же и полностью переходит в стеблевые почки, то, удаляя эти почки и переставляя растения в условия, где гормон не образуется, мы должны наблюдать на растениях уже вегетативный рост вновь появляю-

Рис. 10. Цветение
верхушки топиамбу-
ра, привитой на под-
солнечник (б) (фото
29.IX 1936 г.)

а — контроль



щихся побегов. Если же полного оттока нет и количество образующегося гормона превышает количество оттекающего, то в этом случае вновь появляющиеся побеги должны нести бутоны и цветки.

Для выяснения действительного соотношения между образованием и потреблением гормона цветения был поставлен следующий опыт с периллой. Крупные растения периллы высотой 30—40 см выдерживались на коротком дне до начала цветения. Несколько растений были декапитированы; одновременно были удалены все соцветия и растения, на которых остались только одни листья, переставлены на длинный день. Перилла обладает большой способностью регенерировать новые точки роста; действительно, в пазухах почти всех листьев вновь образовались почки, из которых развивались побеги. Первое время все эти побеги ничем не отличались от обычных цветочных побегов, но спустя некоторое время на побегах вместо цветков стали появляться листья, вначале небольшие и неправильной формы, а затем более крупные и имеющие форму обычных листьев вегетирующих растений. Каждый побег, таким образом, начинался с цветков, дававших впоследствии семена, а заканчивался листьями: цветочный побег постепенно превращался в вегетативный. Несколько таких побегов были срезаны с растений и срезанными концами погружены в воду; вскоре у срезанного нижнего конца побегов начали появляться корни. Из каждого побега получилось самостоятельное оригинальное растение с необычным расположе-

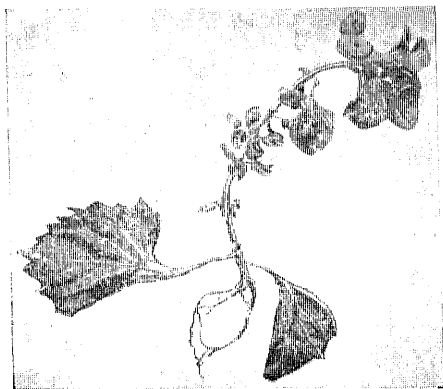


Рис. 11. Превращение цветущего побега в вегетативный побег у периллы (фото 20.VIII 1936 г.)

нием листьев и цветков. Одно такое растение показано на рис. 11, где видно, как выше корешков и пары старых листьев сразу начинаются цветки, которые ближе к верхушке отходят из одного и того же места с маленькими редуцированными листьями; верхняя часть побега-растенья уже сплошь состоит из листьев.

Такое постепенное превращение цветочного побега в вегетативный можно объяснить тем, что в листьях растений после удаления всех побегов оставалось известное количество образовавшегося ранее на коротком дне гормона цветения. После регенерации новых почек и начала их роста гормон начал передвигаться в них, в силу чего развивались типичные цветочные побеги. С потреблением всего имевшегося в листьях запаса гормона побеги перестали снабжаться им, образование цветков на них сменилось образованием листьев. Произошло это в силу того, что растения находились уже на длинном дне, исключая возможность новой продукции гормона у периллы.

Если же растения, имеющие такие «смешанные» побеги, вновь переставить на короткий день, т. е. создать условия, при которых образование гормона в листьях возобновляется, то спустя некоторое время побег вновь из вегетативного превращается в цветочный, образование листьев сменяется образованием цветков. Из листьев в побеги начинается отток новых количеств гормона, вследствие чего образуются цветки. Эти опыты являются хорошей иллюстрацией теории метаморфоза Гёте.

У растений, которые не обладают способностью регенерировать новые почки, явление превращения цветочного побега в вегетативный можно создать искусственно, снабжая побег гормоном цветения лишь в начале, а затем задерживая его поступление.

В другом плане были поставлены наши опыты в 1936 г. с растениями хризантемы, которые не обладают большой способностью регенерировать почки, и у которых явление метаморфоза побегов не отмечалось.

Было отобрано 8 растений хризантемы сорта Мария Белая и 6 из них переставлено на короткий день, а 2 оставлены на длинном дне в качестве контроля. Через 38 дней все растения короткого дня покрылись в верхней своей части многочисленными цветочными побегами с крупными бутонами на них. На каж-



Рис. 12. Цветение нижних вновь появившихся побегов у хризантемы после удаления верхних побегов (фото 31.X 1936 г.)



Рис. 13. «Бутоны-грибы» на растении хризантемы, лишенном побегов и находящемся на коротком дне (фото 29.IX 1936 г.)

дом растения число побегов достигало 20—25. Затем на 4 растениях были срезаны все боковые побеги и верхушки и оставлены только листья на основном стебле. Два из таких растений были вновь оставлены на коротком дне, а два переставлены на длинный день.

На растениях, подвергшихся подрезке, долгое время новых побегов не образовывалось, и лишь спустя 38 дней были отмечены побеги, которые появлялись главным образом в нижней части стебля. С течением времени на коротком дне все бутоны начали распускаться и расцвели, на длинном дне побеги новых бутонов не образовывали, а те бутоны, которые образовались вначале, дальше не развивались.

У тех растений, которые после удаления всех старых побегов были оставлены на коротком дне, образование гормона цветения

в листьях шло непрерывно. Также непрерывно происходил отток его во вновь возникшие почки в нижней части стебля. Вследствие этого побеги сразу появлялись с бутонами и безостановочно проходили дальнейшие процессы развития, что приводило к пышному цветению этих побегов. Как видно на рис. 12, цветки густо сидят на очень коротких побегах, отходящих от подземных ответвлений главного стебля, и составляют пышную шапку, закрывающую всю поверхность почвы в вазоне. Можно подумать, что кто-то срезал все ветви с цветками и воткнул их в почву вокруг растения. Цветы как бы спустились сверху вниз, более плотно располагаясь у основания растений. Действительность недалеко от этого последнего представления, только вниз по растению спускались не сами цветки, а гормон цветения, который и обусловил образование цветков.

Если удаление почек в одной части растения приводит к тому, что весь образующийся в листьях гормон движется к почкам, сохранившимся на другой части растения, то что произойдет, если облиственное растение все время будет находиться в условиях, способствующих образованию гормона, а все стеблевые почки будут удалены?

При постановке таких опытов в 1936 г. растения хризантемы сорта Шредер выдерживали на коротком дне, в результате чего образовались многочисленные побеги с бутонами, в среднем по 15 на каждом растении. Все эти побеги были удалены; одновременно была срезана и верхушка растений. Растения оставлены на коротком дне. Со временем в пазухах листьев, главным образом на подземных ответвлениях стебля, стали появляться побеги, которые вновь срезали. К концу опыта по стеблю растения и изпод земли — от подземных его ответвлений — стали появляться необычные образования: бутоны на коротких ножках, в некоторых случаях совсем без листочков (рис. 13).

Такие «бутоны-грибы» стали хорошей иллюстрацией тому, что в листьях растений в связи с отсутствием почек накопились большие количества гормона цветения. Это и привело к тому, что почки стали развиваться прямо в бутоны, сидящие на коротких ножках.

Общий вывод, который может быть сделан в этом отношении, таков: возникновение гормона цветения в листьях растений еще не предопределяет наступления репродуктивного развития. Необходимо накопление определенного количества этого гормона в листьях и затем в стеблевых почках, чтобы произошло образование нового органа — цветка. При недостаточном его количестве у вегетирующих растений образования цветков не происходит вовсе, а у цветущих и плодоносящих растений начинается метаморфоз побегов от репродуктивного развития к вегетативному росту.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Общая картина, которую можно было бы представить себе на основании всех фактов, описанных выше, по существу, чрезвычайно проста. Создание органического вещества в растениях теснейшим образом связано с солнечной энергией. Как красочно писал К. А. Тимирязев [1936], лист — это единственная естественная лаборатория, где заготавливается органическое вещество на оба царства природы и делается запас энергии солнечного луча. Источником роста клеток, тканей и органов растения является фотосинтез. Как энергия фотосинтеза прямо зависит от количества солнечной энергии, в такой же прямой зависимости от нее стоят рост растений и накопление сухого вещества.

В той же лаборатории-листе, где заготавливаются органические вещества, под влиянием солнечной энергии синтезируются вещества, которые регулируют развитие растений от семени до семени. Цветение и плодоношение растений наступает в результате накопления в зеленых листьях специфических веществ, обуславливающих репродуктивное развитие.

Эти специфические вещества возникают в небольшом количестве и играют регуляторную роль в образовании цветков. Сама основная функция определяет тип этих веществ как гормонов цветения. Гормон цветения возникает в листьях растений при той продолжительности дневного освещения, к которой приспособился данный растительный вид: растения тропических и субтропических стран цветут и плодоносят на более коротком дне, растения более высоких широт цветут и плодоносят на более длинном дне. Гормон возникает в том большем количестве, чем больше листьев имеется на растениях. Распространение по растению гормона цветения подчинено координированной системе связей, которая существует в растении между листьями и стеблевыми почками. Движение его начинается, если в растении воз-

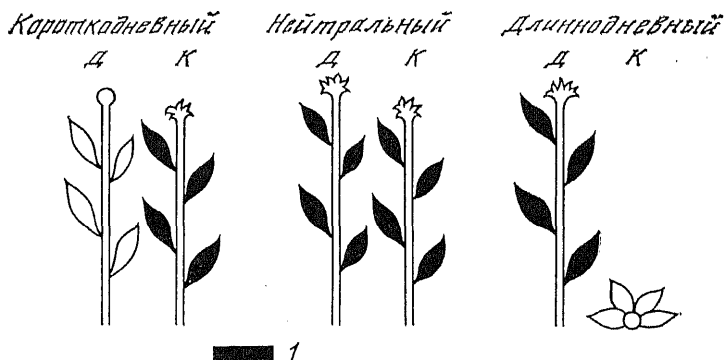


Рис. 14. Схема образования флоригена — комплекса гормонов цветения растений, выдвинутая в 1937 г.

Д — растение на длинном, К — на коротком дне; 1 — флориген

никает система лист — стеблевая почка. У нормально развивающихся растений эта система есть с самого начала роста растений, поэтому движение гормона начинается с момента возникновения его в листьях. Основная масса гормона цветения из листа переходит в первую очередь в побег, сидящий в пазухе данного листа. Если пазушный побег данного листа не развивается или удален, то вся масса гормона цветения направляется в другие растущие побеги.

Если в благоприятные условия длины дня попадает лишь часть растения, то цветет и плодоносит лишь эта часть. Такая локализация цветения и плодоношения и объясняется именно тем фактом, что гормон цветения из листьев движется в побеги, сидящие в пазухах этих же листьев. Если листья растения находятся на одном конце стебля, а побеги с почками сохранены на другом, то начинается передвижение гормона по растению.

Накопление гормона цветения в листе значительно превосходит его отток в побеги. В условиях, при которых образования гормона в листьях уже не происходит, ранее образовавшийся гормон продолжает переходить в почки. На этом основано явление фотопериодической зарядки, или индукции, когда растения ускоряют цветение и плодоношение, получив в течение лишь небольшого отрезка времени благоприятную для цветения длину дня.

При перестановке растений из благоприятных для образования гормона условий в неблагоприятные и при одновременной обрезке всех имеющихся побегов новые появляющиеся побеги цветут и плодоносят, пока не используют весь запас гормона, находящийся в листьях. После исчерпания гормона в листьях вновь образующиеся побеги переходят к вегетативному росту.

Гормон цветения имеет общую природу для растительных видов различного географического происхождения (высоких и низких широт) и различного систематического положения, по крайней мере в пределах рода.

Таковы факты, которые могут быть положены в основу представления о гормоне цветения и дать первую характеристику его физиологической природы.

Само образование гормона цветения, взаимодействие его с другими веществами и влияние на обмен веществ в растениях представляют собой совокупность сложных биохимических процессов. Наиболее четко и ясно роль этого гормона представляется в образовании цветков, поэтому мы можем кратко назвать его «флориген», что значит «цветообразователь» (рис. 14).

В регуляторной гормональной системе растений флориген занимает специальное место. Весьма вероятно, что флориген, который мы определили как гормон цветения растений, представляет собой совокупность нескольких соединений, особенно если принять во внимание те сложные процессы цветения, которые он вызывает. Поэтому в дальнейшем изложении флориген рассматривается как комплекс гормонов цветения, а все представление о роли его в цветении растений выдвигается как гипотеза флоригена.

ГОРМОНАЛЬНЫЕ ФАКТОРЫ ЦВЕТЕНИЯ, ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ПО РАСТЕНИЮ

В настоящей главе на основе разработанной гипотезы флоригена рассматриваются закономерности передвижения гормонов цветения сначала у растений хризантемы сортов Шредер и Мария Белая, размножаемых вегетативным путем, а затем у семенных растений периллы красной (*Perilla nankinensis*). Таким образом, наряду с основной целью исследования проводился сравнительный анализ закономерностей передвижения гормона цветения у двух групп растений, относящихся к разным семействам — Compositae и Labiatae — и отличающихся по способу своего размножения и по строению стебля.

НАПРАВЛЕНИЕ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ГОРМОНОВ ЦВЕТЕНИЯ

Для выяснения возможного направления передвижения гормонов цветения по растению прежде всего были поставлены опыты с хризантемой сорта Шредер.

Опыт, проведенный в 1935 г., показал, что движение гормона цветения происходит не только снизу вверх, но и сверху вниз.

В этом опыте одна группа растений была поставлена на короткий 10-часовой день, другая оставлена на длинном дне. У третьей группы растений половина всех листьев была оставлена на длинном дне, а другая находилась на коротком дне, для чего все четные по счету листовые пластинки покрывались черными футлярами с 18 ч до 8 ч. Растения на коротком дне образовали бутоны и зацвели спустя месяц от начала опыта. Примерно на один месяц отставали от них растения с поочередным покрыванием листовых пластинок. Растения на длинном дне до конца опыта бутонов вовсе не образовали.

Интересным, однако, с точки зрения разбираемого вопроса оказалось то, что на одном из опытных растений с поочередным прикрыванием листьев на подземном ответвлении стебля, вышедшем из-под земли наружу, образовался небольшой побег. На других опытных растениях таких побегов не было. Этот побег имел у основания два маленьких листочка, выше которых вытянутый стебель сразу оканчивался бутонем. У контрольных расте-

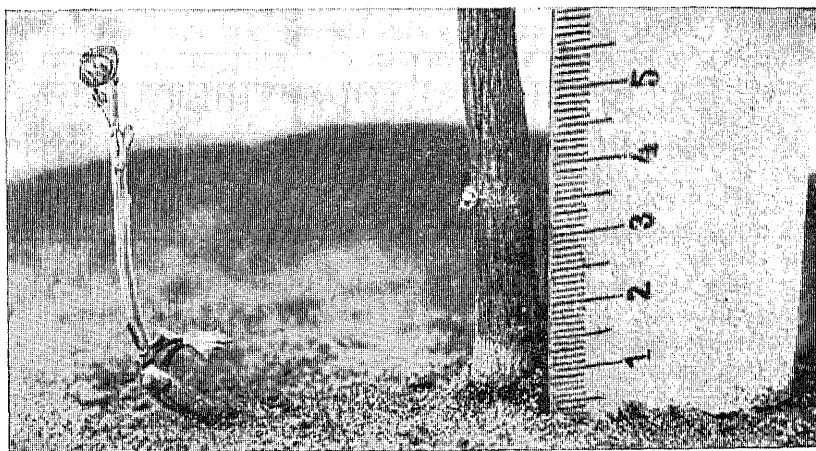


Рис. 15. Образование бутона на порослевом побеге под влиянием короткого дня на листья главного стебля (фото 4.X 1935 г.)

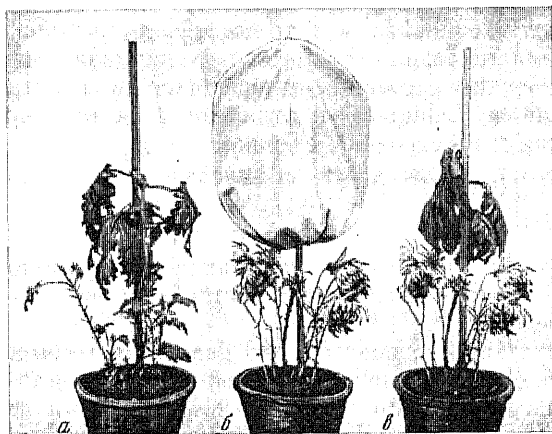


Рис. 16. Цветение нижних побегов хризантемы в связи с влиянием короткого дня на верхние листья. (фото 11.X 1936 г.)

а — контроль,
б — футляр надет,
в — футляр снят

ний, стоявших на длинном дне, порослевые побеги, как и всегда, находились в состоянии вегетативного роста.

В данном опыте (рис. 15) нижняя часть стебля и порослевой побег находились на длинном дне, и тем не менее наступила бутонизация побега. Образование бутона здесь связано с тем, что половина листовых пластинок на главном растении получала короткий день. Возникшие в листьях гормоны цветения, распространяясь по растению, частично двигались вниз по стеблю и перешли в почку порослевого побега, вызвав здесь появление бутона.

Эти результаты дали основание к постановке в 1936 г. новых опытов с целью более четкого выявления картины движения гормона в базипетальном направлении. Были отобраны одинаковые по росту растения хризантемы Шредер, каждое из них у основания имело небольшие порослевые побеги. У всех растений

были срезаны верхушка и все молодые боковые побеги. Одновременно внизу были срезаны листья, так что на верхней декапитированной части стебля оставалось по 10 крупных листьев.

Таким образом, здесь вверх оказались листья, а внизу — побеги. Растения были разбиты на 2 группы и поставлены в следующие условия светового режима. Растения первой группы были целиком оставлены на длинном дне. У растений второй группы все верхние листья получали короткий день, а нижние порослевые побеги — длинный день.

В первой группе растений на длинном дне порослевые побеги до конца опыта оставались в вегетативном состоянии. Порослевые побеги растений, у которых листья находились на коротком дне, образовали бутоны и цветки (рис. 16). Столь резкое отличие в поведении побегов объясняется различным фотопериодическим режимом листьев этих растений.

Если сопоставить развитие нижних побегов в этом опыте (см. рис. 16) с развитием побегов в опыте, описанном в гл. II (см. рис. 5), где на коротком дне были листья внизу, а побеги вверх на длинном дне, то никакого различия в сроках цветения увидеть нельзя. Независимо от того, идет ли движение гормонов снизу вверх или сверху вниз, эффект его действия одинаков в своем формативном проявлении и в скорости этого проявления.

Если обратить внимание на образование некоторых цветущих порослевых побегов на конце подземных ответвлений стебля у самой стенки вазона, то станет понятным, что возникающий в листьях гормон цветения движется вниз, затем проходит горизонтально по подземному ответвлению главного стебля и поднимается вверх по порослевому побегу, сидящему на этом ответвлении. Длина пути движения гормонов от наиболее близко расположенного листа до верхушки побега у отдельных растений достигала 1 м, причем направление менялось 3 раза.

Еще один опыт показывает, что гормоны цветения могут распространяться по всему растению в разных направлениях. На растении хризантемы в средней части стебля были оставлены 3 листа, которые получали короткий день. Выше и ниже этих листьев было оставлено по одному побегу; и тот, и другой перешли к цветению под влиянием притекающих из листьев гормонов.

Проведенные опыты показывают, что гормоны цветения, возникающие в листьях, движутся к стеблевым почкам в любом возможном направлении: вверх, вниз и горизонтально. Явление полярности не приложимо к движению и распространению гормонов цветения в органах, тканях и клетках растений. В своем движении гормоны могут, неоднократно меняя направление, проходить большое расстояние.

ПУТИ ДВИЖЕНИЯ ГОРМОНА ЦВЕТЕНИЯ

Решение вопроса о том, в каких тканях возникает гормон цветения и по каким элементам он передвигается в растении, в первом его приближении дают опыты, которые были поставлены в 1936 г.

Вначале было изучено движение гормонов по листовой пластинке у сорта хризантемы Шредер, а также выяснено значение системы сосудисто-волокнистых пучков, соединяющихся в главной жилке листа и переходящих в черешок.

У растений вверх на протяжении примерно 18–20 см были срезаны все листья, а в пазухах нижележащих листьев удалены все побеги. Листья получали короткий день, а побеги были оставлены на длинном дне. В день начала воздействия коротким днем все листья у основания были надломлены и главная жилка недалеко от основания листовой пластинки была срезана на 2–3 мм. Пластинки листьев поникли, но до конца опыта оставались живыми и свежими. В качестве контрольных послужили растения с ненадломленными листьями.

Появление бутонов и цветение у растений с перерезанными жилками листьев наступило почти одновременно с контрольными.

Несмотря на то что главные пути движения веществ из листа в стебель — сосудисто-волокнистые пучки — были перерезаны, движение гормона цветения из листьев в стеблевые почки протекало достаточно интенсивно. В этом случае движение происходило по тканям, примыкающим к основанию пластинки листа. Это дает основание считать, что наличие живых клеток паренхимы уже является достаточным для распространения гормонов цветения.

Для решения вопроса о том, по каким путям происходит передвижение гормонов в стебле, был поставлен опыт с сортом хризантемы Мария Белая.

Растения с порослью у основания стебля были декапитированы: на верхней части стебля оставлено по 10 листьев, а остальные нижние листья были срезаны. В течение всего опыта побеги, появляющиеся в пазухах листьев, и листочки на порослевых побегах удаляли. У всех растений короткий день получали верхние листья. В день начала опыта часть растений была оставлена в качестве контрольных, а остальные подвергнуты следующей операции. На стеблях растений ниже листьев было произведено кольцевание, т. е. удаление узкой полоски коры вокруг стебля; для того чтобы элементов коры совершенно не оставалось на стебле, поверхностный слой древесины также снимался. На побегах контрольных (не оперированных) растений образовались бутоны и стали раскрываться цветки. На побегах кольцованных растений до самого конца опыта бутонов совершенно не появлялось. Состояние побегов показано на рис. 17. На стебле хорошо видно кольцованное место и над ним разрастание тканей стебля.

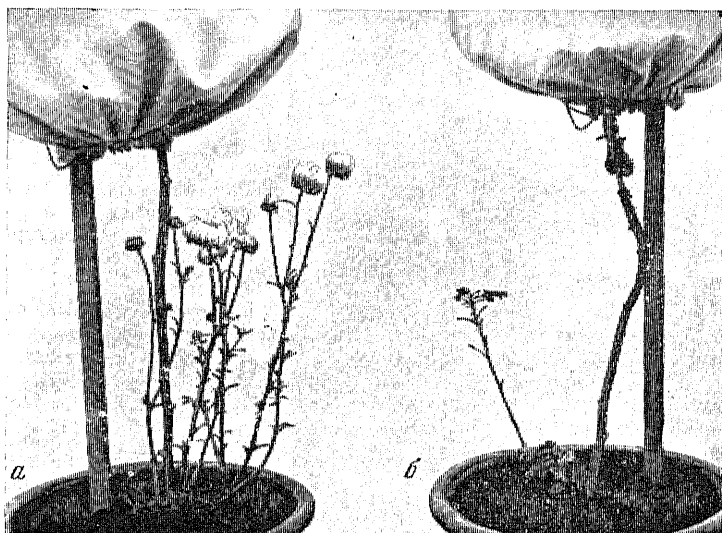


Рис. 17. Влияние кольцевания на цветение порослевых побегов у хризантемы сорта Мария Белая (фото 11.X 1936 г.)

а — контрольное растение с расцветающими побегами, *б* — кольцеванное растение с вегетативными побегами, мало выросшими за время опыта

Таким образом, движение гормонов цветения в растении происходит по коре, а не по древесине.

Опыты с хризантемой показывают, что при кольцевании стебля задерживается передвижение вниз по стеблю не только органических веществ, но и гормонов цветения. Это дает основание предполагать, что ускорение плодоношения при кольцевании растений есть результат повышения концентрации гормонов цветения в части растений, отделенной кольцевой вырезкой от других частей растения.

Особенное значение приобрел этот метод в практике плодородства и применяется на многолетних растениях. Ускорение плодоношения здесь объясняется тем, что пути оттока органических веществ вниз по коре перерезываются или сдавливаются, вследствие чего в тканях кольцеванной ветви начинается накопление органических веществ и повышение концентрации углеводов, что и приводит к репродуктивному развитию побегов. Теория Клебса в этом факте имела один из самых существенных аргументов в свою пользу, иного объяснения эффекта кольцевания не было.

Совершенно ясно, что с удалением коры прекращается отток ассимилятов вниз; они задерживаются над срезом и образуют большие наплывы в коре. Как показывают опыты с кольцеванием хризантем, гормоны цветения также движутся по элементам коры и при удалении коры их движение и распространение по растению задерживаются. Накопление гормонов в отдельной

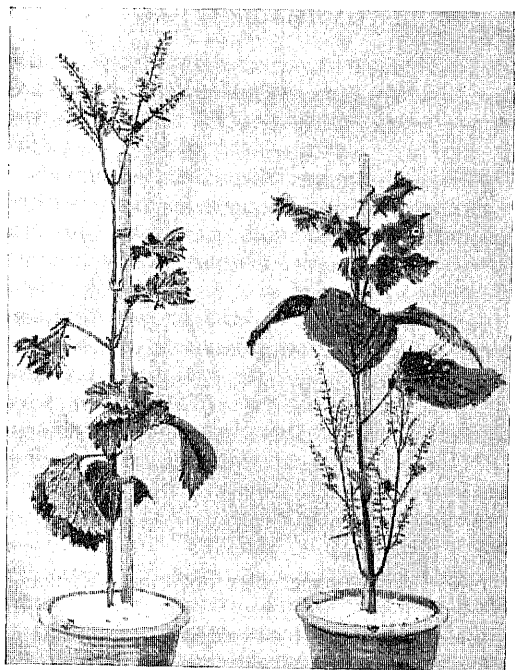


Рис. 18. Цветение побегов периллы в связи со световым режимом листьев и независимо от их положения на растении

Рис. 19. Развитие верхних побегов в связи с кольцеванием и односторонней вырезкой стебля (фото 1.IX 1937 г.)

а — стебель целый, *б* — стебель с односторонней вырезкой коры, *в* — стебель кольцованный

Рис. 20. Развитие нижних побегов в связи с кольцеванием и односторонней вырезкой стебля (фото 23.VIII 1937 г.)

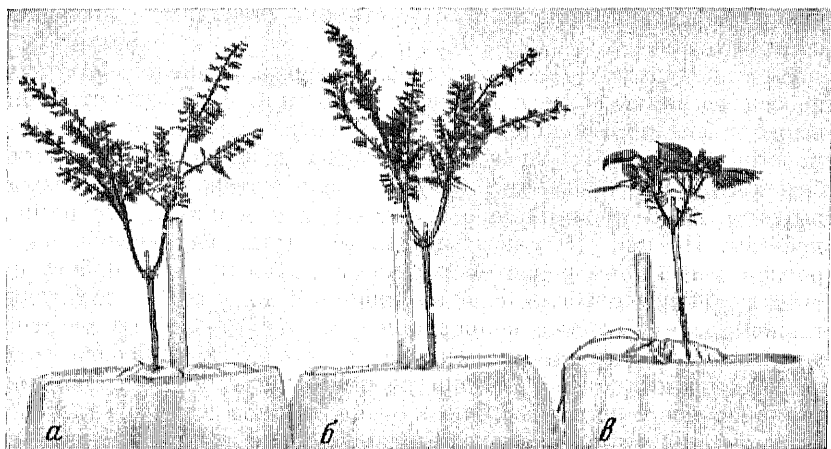
а — стебель целый, *б* — стебель с односторонней вырезкой, *в* — стебель кольцованный

части или ветви кольцованного растения также приводит к цветению и плодоношению.

Дальнейшие опыты по изучению способности гормонов цветения к передвижению по разным тканям растения были поставлены с периллой красной [Чайлахян, 1938а]. Когда растения, выращиваемые на длинном дне, достигали высоты примерно 70—80 см и имели крупные, хорошо развитые листья по главному стеблю, была произведена формовка и подготовка растений к опытам.

Все растения были декапитированы и разбиты на 2 группы, у которых была проведена различная формовка растений. В I группе листья у растений были расположены снизу, а побеги-«индикаторы» вверх, у II группы листья расположены вверх, а побеги-«индикаторы» вниз. Такое положение сохранялось в течение всего опыта: в I группе растений изучали движение гормонов цветения снизу вверх, а во II группе сверху вниз.

Под влиянием искусственно укороченного дня синтезируются гормоны цветения, которые по стеблю передвигаются к побегам и вызывают здесь образование бутонов и цветков. Скорость движения гормонов цветения вниз и вверх одинакова, как это можно видеть, сопоставляя растения I и II групп (рис. 18). На этом рисунке представлена живая модель движения гормонов цветения по стеблю растений сверху вниз и снизу вверх — побеги цветут независимо от их положения на стебле относительно листьев, в которых синтезируются гормоны.



В каждой из указанных групп было взято 4 варианта: 1) контроль — растение целиком на длинном дне; 2) листья растения на коротком дне и побеги на длинном дне; 3) то же, но между листьями и побегами односторонняя вырезка стебля немного глубже половины диаметра стебля и шириной 4—5 мм; 4) то же, что и в варианте 2, но между листьями и побегами кольцевая вырезка коры в 4—5 мм шириной. При кольцевании растений с четырехгранного стебля периллы удаляли кору; древесину сверху слегка соскабливали, чтобы совершенно не оставить тканей коры. При односторонней вырезке удаляли и кору, и древесину, и серд-

цевину. Вырезку делали по той стороне стебля, где помещался один из побегов.

Полное удаление коры при кольцевании привело к тому, что побеги остались в вегетативном состоянии. При односторонней вырезке большей половины стебля непосредственно под одним из побегов бутонизация и цветение обоих побегов шли одинаково без задержки в развитии побега, около которого была сделана вырезка. Это в равной мере относится и к верхним, и к нижним побегам. На рис. 19 у всех растений листья находились на коротком дне. Слева у растения стебель цельный — оба побега цветут, в центре стебель с односторонней вырезкой — оба побега также цветут, справа кольцованный стебель — побеги вегетируют. На рис. 20 такая же картина в случае, когда побеги расположены ниже листьев. Эти опыты показывают, что передвижение гормонов цветения по стеблю и вверх и вниз осуществляется по коре; их движение по коре идет не только в вертикальном направлении по ходу основных проводящих путей, но и в горизонтальном направлении. У растений с односторонней вырезкой побег над или под вырезкой бутонизировал и цвел благодаря способности гормонов двигаться не только по проводящим путям, но и по клеткам коровой паренхимы в горизонтальном направлении.

В целом результаты опытов, проведенных с периллой, подтверждают и развивают те положения, которые были получены нами в опытах с хризантемой. Строение стебля хризантемы и периллы различно и имеет особенности, свойственные семействам Compositae и Labiatae, а результаты опытов вполне идентичны. Это указывает на общность в закономерностях движения флоригена в различных растениях.

ТРАНСПОРТ ГОРМОНОВ ЦВЕТЕНИЯ ПО РАЗЛИЧНЫМ ОРГАНАМ РАСТЕНИЯ

Приведенные выше опыты на хризантемах показали, что перерезка главной жилки у основания пластинки листа не задерживает фотопериодического эффекта, и транспорт гормонов цветения из листа в стебель не связан с основными проводящими путями.

В связи с этим в 1939 г. мы провели дальнейший анализ характера передвижения гормонов цветения по листу [Чайлахян, 1940а, б]. С этой целью были поставлены два опыта с периллой красной. В первом опыте было взято 6 растений высотой 50—52 см, все время находившихся в условиях длинного дня, на них оставлено по 8 нижних крупных листьев, а остальные срезаны вплоть до верхушечной почки. Листья 4 растений были помещены в условия короткого дня, при этом у 2 из них в тот же день были вырезаны у основания пластинки листьев участки главной жилки длиной в 0,5 см, благодаря чему листья повисли на оставшихся неповрежденными краях пластинки, по в течение

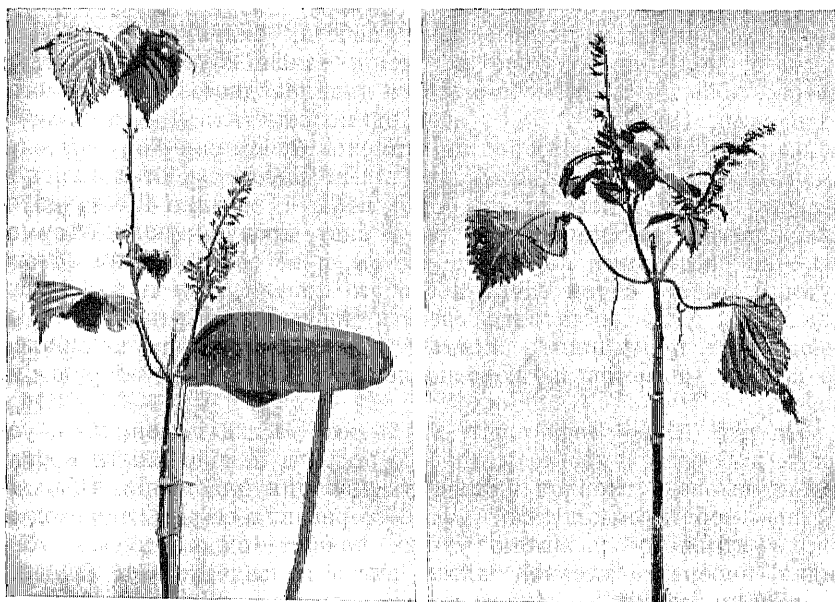


Рис. 21. Рост и развитие пазушных побегов в зависимости от светового режима листьев (фото 23.X 1939 г.)

Слева — лист на длинном дне, побег вегетирует; *справа* — на коротком дне, побег цветет

Рис. 22. Рост и развитие пазушных побегов в зависимости от вырезки жилки у основания пластинки листа (фото 23.X 1939 г.)

всего времени опытов оставались свежими и тургесцентными. Два других растения были оставлены в качестве контроля целиком в условиях длинного дня. На побегах верхушечной части тех растений, у которых нижние листья были на искусственно укороченном дне, началась бутонизация, причем совершенно независимо от того, была ли произведена вырезка главных жилок или нет. Цветение у растений с листьями без вырезки жилок и у растений с вырезанными жилками листьев началось почти одновременно.

Во втором аналогичном опыте ставилась задача проследить не только за темпами развития пазушных побегов в зависимости от светового режима листьев и вырезки жилок, но учесть также рост побегов и накопление сухого вещества как показателей степени оттока ассимилятов из листьев. С этой целью было взято 8 растений периллы высотой 40—50 см, верхушки срезаны, а на стеблях оставлено по одной верхней паре листьев с пазушными побегами; все остальные листья и побеги срезаны. У части растений сделаны вырезки жилок на 0,5 см у основания пластинки листа и начато воздействие на листья короткими фотопериодами.

Развитие пазушных побегов шло в строгой зависимости от

светового режима листьев. Все побеги, сидящие в пазухах листьев, получивших короткий день, начали бутонизировать и цвести, побеги в пазухах листьев на длинном дне оставались вегетативными (рис. 21). Здесь необходимо отметить поразительную локализацию распространения гормонов цветения — они оттекают из листа только в свой пазушный побег, не отклоняясь в сторону супротивного побега. Этот побег в течение 2 мес находился на том же самом узле, что и лист, продуцирующий гормоны, — на расстоянии не больше 0,5 см, и не образовал ни одного бутона. Вместе с тем очень легко эта локализация нарушалась: для этого было достаточно срезать правый цветочный побег и левый лист, получавший длинный день. В этом случае начинался транспорт гормонов из короткодневного листа в вегетирующий побег.

На рис. 22 показан опыт, в котором листья помещали в условия короткого дня, но у правого листа в начале опыта произведена вырезка главной жилки у основания пластинки. Оба пазушных побега находятся в фазе созревания семян; переход к репродуктивному развитию у них начался одновременно. Как видно, перерезка главной жилки листа не задерживает бутонизации и цветения пазушного побега. Вместе с тем рост побега в пазухе правого листа с вырезкой значительно отстает от левого побега. Это показывают и определения длины побегов, и учет накопления сухого вещества. Таким образом, перерезка главной жилки у основания пластинки листа не препятствует оттоку гормонов цветения из листа в побег. Вместе с тем перерезка задерживает отток ассимилятов, обуславливающих рост побегов и накопление сухого вещества. Давая новое доказательство специфичности гормональных веществ цветения, эти данные вновь приводят к выводу, что транспорт гормонов цветения по листу происходит не только по жилкам, но и по клеткам листовой паренхимы.

В наших предыдущих опытах с кольцеванием растений выяснилось, что передвижение гормональных веществ цветения в стебле совершается по коре, причем оно не обязательно связано с проводящей флоэмной частью сосудисто-волокнистых пучков, а может происходить по клеткам коровой паренхимы в любом направлении. Результаты этих работ дали основание к постановке опытов по изучению передвижения гормонов цветения по отщепленным полоскам стебля.

Опыты с отщеплением полосок стебля были проведены в 1938 и 1939 гг. с периллой красной. Стебель периллы четырехгранный, и в каждом из его четырех углов сосредоточены крупные проводящие пучки, включающие в себя элементы флоэмы и ксилемы.

В I группе растений на $\frac{3}{4}$ диаметра стебля срезали верхушку длиной примерно в 10 см и ниже до основания растения отщепляли полоску одной из четырех граней, включающую кору и древесинные элементы. Во II группе верхушка растений оставалась на месте, но отщепляли один из верхних крупных листьев

вместе с полоской стебля вдоль всей его длины. Все промежуточные побеги и листья, расположенные на отщепленных полосках, удаляли. Места, где верхушка или лист переходили косым срезом в отщепленную полоску стебля, и у основания растения, где кончалось отщепление, обматывали для большей крепости изоляционной лентой. Оперированные растения на 5 дней помещали во влажную камеру теплицы, а затем выносили в теплицу.

В опытах с I группой растений было отобрано 14 растений с отщепленной верхушкой, свешивающейся на полоске стебля над верхним краем вазона. На основном стебле растений были оставлены только листья и удалены все побеги, а на отщепленных верхушках были оставлены побеги, а все крупные листья срезаны. Такое соотношение листьев и побегов поддерживали в течение всего опыта, для чего 1 раз в 3—5 дней производили подрезку листьев и побегов. В этой группе было всего 4 варианта: 1) листья на основном стебле на 10-часовом коротком дне, отщепленные верхушки на длинном дне; 2) листья основного стебля и отщепленные верхушки на длинном дне — контроль; 3) листья на основном стебле на коротком дне, отщепленные верхушки на длинном дне, укоренены в почве в отдельных вазонах; 4) листья основного стебля и отщепленные верхушки на длинном дне, верхушки укоренены в почве в отдельных вазонах — контроль. Укоренение верхушек в почву производили таким образом. В набитом почвой вазоне в стенке под его верхним краем продельвали небольшое отверстие, через которое пропускали верхушку на отщепленной полоске стебля; верхушку и часть полоски стебля присыпали сверху почвой, почву в вазоне обильно поливали. Через несколько дней у основания верхушки появлялись корни, которые с течением времени сильно разрастались. Быстро шли в рост и побеги верхушки.

Поведение отщепленных верхушек резко различалось в зависимости от светового режима листьев растений. Висящие верхушки, отщепленные от стебля, листья которого находились на коротком дне (вариант 1), быстро перешли к репродуктивному развитию — бутонизации и цветению. У контрольных растений с листьями на длинном дне (вариант 2) отщепленные верхушки до конца опыта оставались в вегетативном состоянии.

В опытах с приживанием верхушек в почве поведение их также было резко различно в зависимости от светового режима листьев на главном стебле. У растений с листьями на коротком дне (вариант 3) отщепленные верхушки начали бутонизировать и цвести примерно в те же сроки, что и в варианте 1. У контрольных растений отщепленные верхушки не бутонизировали и не цвели до конца опыта (рис. 23).

В этих опытах, как и в опытах, где отщепленные верхушки не укоренялись в почве, они могли бутонизировать и цвести только вследствие притока гормонов цветения, которые синтезировались в листьях главного стебля растения. Здесь передвижение их осуществлялось таким образом: вниз от листьев по коре стебля до

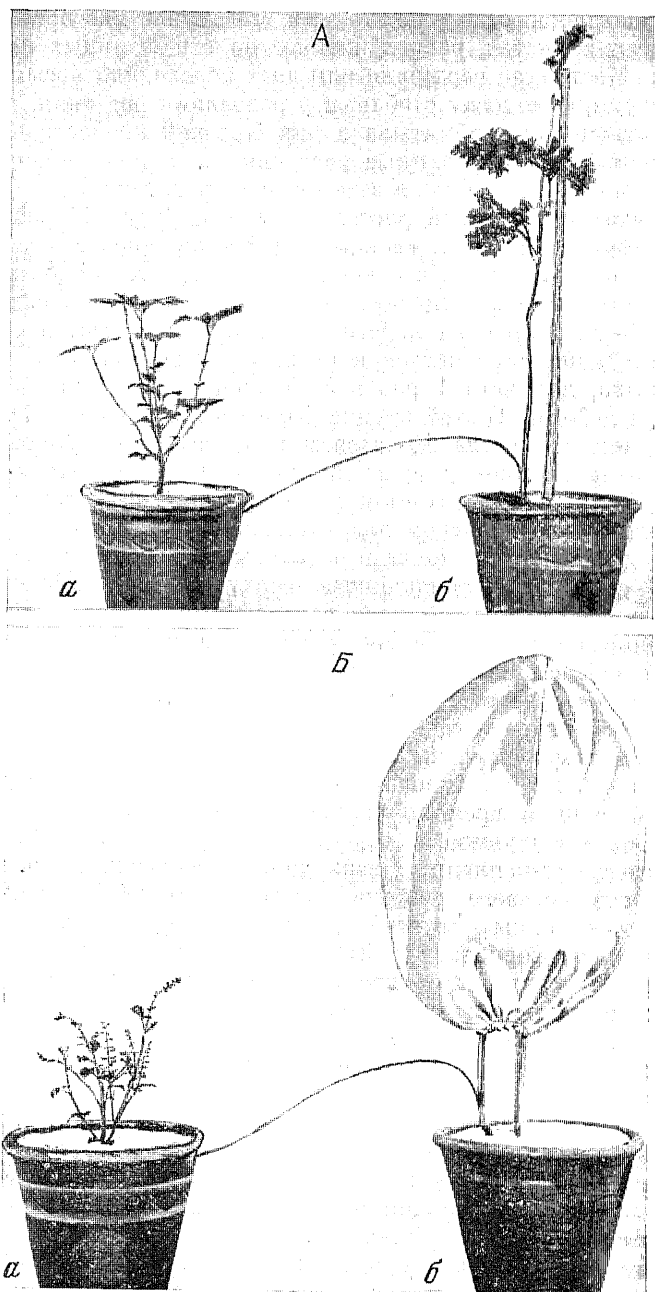


Рис. 23. Поведение отщепленных верхушек периллы (а) в зависимости от фотопериодического режима листьев основного растения (б) (фото 9.VIII 1938 г.)

А — листья на длинном дне, верхушка вегетирует; Б — листья на коротком дне, верхушка цветет

самого основания, затем в поперечном направлении по клеткам коровой паренхимы и, наконец, по флоэмной части отщепленной полоски стебля до побегов верхушки. Несмотря на то что в отщепленной полоске количество элементов коры было относительно мало, передвижение гормонов цветения шло быстро, так как четко отличимая морфологическая реакция верхушек у отдельных опытных растений наступила уже через 25 дней от начала опыта.

Во II группе растения содержали в условиях длинного дня, а отщепленные листья — на коротком дне. Контрольные растения целиком содержали в условиях длинного дня.

На отщепленных полосках с течением времени из почек возникли небольшие побеги. Они ближе всего находились к отщепленным листьям, и на них как раз в первую очередь сказалось влияние светового режима листьев. У контрольных растений эти побеги были вегетативными, у опытных растений с листом на коротком дне побеги заложили цветочные почки и цвели. В случае укоренения короткодневного листа в почву побеги на отщепленных полосках перешли к бутонизации и цветению. После удаления цветущих побегов на отщепленных полосках стебля на одном из опытных растений зацвел побег у основания главного стебля ниже места операции (рис. 24).

В этих опытах бутонизация и цветение происходили в силу передвижения гормональных веществ цветения из отщепленного листа.

Указывая на большую пластичность в передвижении гормональных веществ, представленные здесь опыты свидетельствуют о том, что транспорт гормонов цветения в стебле происходит по клеткам коровой паренхимы.

В опытах с отщеплением листьев побеги, появившиеся на отщепленных полосках стебля, цвели последовательно по мере отдаления от листа; цветение дальнего побега наступало быстрее, если ближний побег срезали. Гормоны цветения, передвигаясь по отщепленной полоске стебля по направлению к основному стеблю, как бы «оставляли следы», последовательно отклоняясь в своем движении в побеги, встречавшиеся на пути.

Поскольку транспорт гормональных веществ цветения легко осуществляется по листу и стеблю и основным условием для него является лишь наличие живых клеток паренхимы листа или коры стебля, нами был поставлен вопрос о возможности передвижения гормонов цветения по тканям корня [Чайлахян, 1940в].

Для изучения этого вопроса в 1939 г. поставлены опыты с периллой красной. У вегетирующих растений периллы, все время находившихся в условиях длинного дня, было произведено расщепление стебля и корня. У части растений после удаления верхушки стебель расщепляли на 2 половины до основания так, что неповрежденным оставался лишь небольшой нижний участок стебля. У остальных растений, также декапитированных, разрезали и стебель, и главный корень, за исключением крайнего ниж-

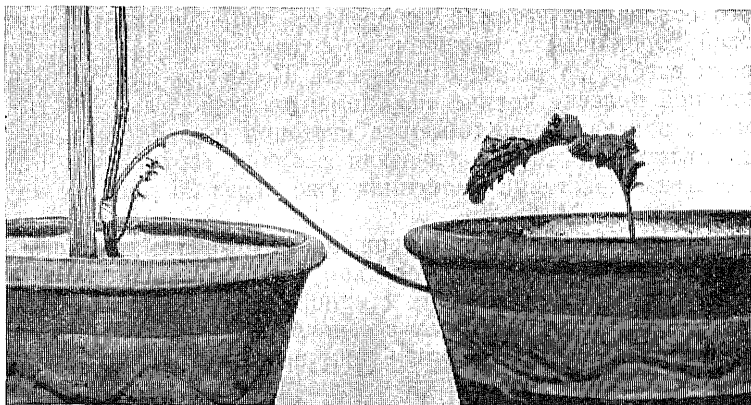


Рис. 24. Цветение побега периллы на главном стебле в связи с влиянием короткого дня на отщепленный лист (фото. 1.IX 1938 г.)

него участка длиной в 3—5 мм, так что 2 половины растения соединялись небольшой перемычкой из тканей корня. Корни второго, третьего и большего порядка, непосредственно примыкающие к срезу, удаляли, вследствие чего фактически оставались две большие пряди корней на обеих отделенных друг от друга половинках главного корня. Для того чтобы растение совсем не распалось на 2 части, на 10—12 см выше верхушки корня обе половинки стебля сближали, между ними вставляли прямоугольный кусочек корковой пробки в 2-3 мм толщиной и стебель обматывали изоляционной лентой. Для предупреждения соприкосновения срезанных поверхностей стебля и корня ниже пробковой прослойки вставляли узкое предметное стекло вплоть до неперерезанного участка верхушки корня (рис. 25). После операции растения в течение 3 дней выдерживали во влажном отделении теплицы, а затем были вынесены наружу. Растения с перерезанным стеблем были оставлены в почве в вазонах, а растения с перерезанным корнем были помещены в сосуды с питательным раствором Гельригеля. Так на сменяемых питательных растворах Гельригеля они и находились в течение всего опыта. На правой половине стебля каждого растения были срезаны побеги и оставлено по 3 крупных листа, а на левой — были срезаны все крупные листья, кроме мелких, не превышающих длиной 4 см. Такое соотношение листьев и побегов поддерживалось в течение всего опыта.

Цель опыта заключалась в том, чтобы вызвать образование гормональных веществ цветения в листьях правой половины стебля и на пути их транспорта к побегам-«индикаторам» левой половины стебля поместить участки корней с тем, чтобы выяснить возможность передвижения этих веществ по тканям корня.

Через месяц после начала опыта и получения правыми ветвями короткого дня (1.IX) началась бутонизация побегов левой половины на одном из опытных растений с перерезанным стеб-

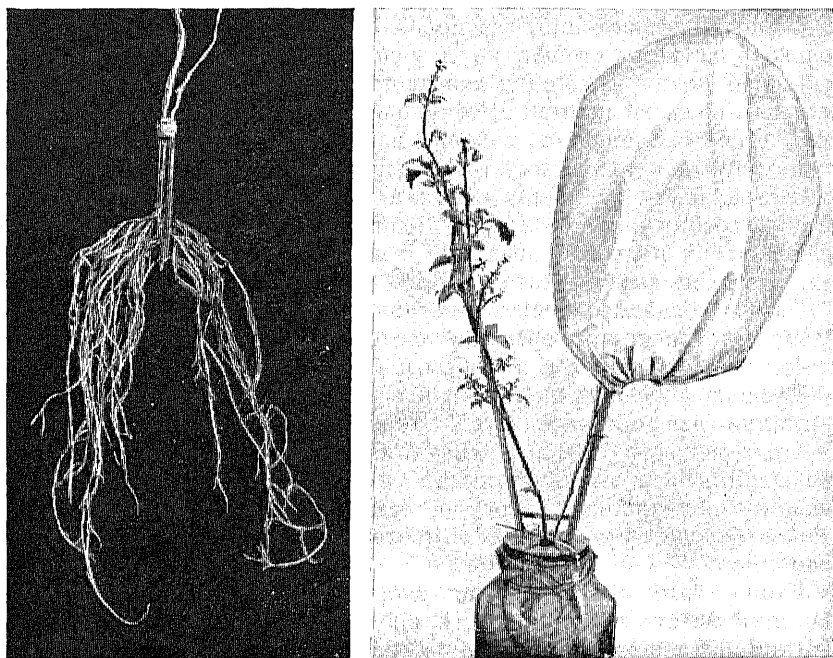


Рис. 25. Вид нижней части стебля и корня периллы, перерезанных на две половины, за исключением небольшого нижнего участка у верхушки корня (фото 23.X 1939 г.)

Рис. 26. Развитие побегов левой половины растения в зависимости от светового режима листьев правой половины (фото 23.X 1939 г.)

Обе половины растения соединены лишь нижним участком корня у его верхушки

лем, а еще через 7 дней (7.IX) появились бутоны и на втором растении. Цветение побегов у них началось 19 и 23.IX. У контрольных растений, целиком находившихся на длинном дне, бутонизации и цветения до конца опыта не было. У растений с перерезанным стеблем и перерезанным корнем в водных культурах долгое время никакой реакции побегов на короткий день для листьев другой половины стебля не было, но 23.IX появились бутоны на побегах одного из растений с перерезанным корнем, а в период с 25.IX по 1.X началась бутонизация и цветение левых ветвей у всех растений, имевших перерезанный корень и листья на правых ветвях на коротком дне. Цветение побегов происходило независимо от того, была ли перерезанная часть корня в питательном растворе или в воздухе над ним.

На рис. 26 растение с перерезанным корнем, оперированная часть которого погружена в питательный раствор. Видно, что побеги на левой половине цветут, так как правая половина растения с листьями находилась на коротком дне.

У опытных растений, где побеги были отделены от листьев не только участками стебля, но и участками корня, цветение побегов левой половины стебля могло произойти лишь за счет гормональных веществ цветения, оттекающих из листьев правой половины стебля. Следовательно, эти вещества двигались сначала по тканям правой половины стебля вниз, затем продолжали в этом же направлении движение по тканям корня, далее через непорезанную зону корня в левую половину его и, наконец, передвигались вверх по левой половине корня и стебля вплоть до побегов, вызывая здесь их метаморфоз.

Таким образом, решение поставленной задачи сводится к следующему: транспорт гормонов цветения осуществляется также по клеткам тканей корня и в любом направлении.

В связи с представленными здесь данными обращают на себя внимание два обстоятельства. Первое, что на транспорт гормональных веществ по корню не влияло различие в условиях его пребывания в питательном растворе или в воздухе, правда, более влажном под пробкой в сосуде, чем снаружи. И в первом, и во втором случае бутонизация и цветение побегов наступает одновременно.

Второе, это сравнительная скорость передвижения гормонов цветения по стеблю и корню. В среднем у растений с перерезанным корнем переход к репродуктивному развитию задержался на 24 дня сравнительно с растениями, у которых был перерезан только стебель.

Примерные расчеты, основанные на данных опытов 1937 г. с кольцеванием стеблей, показали, что скорость передвижения гормонов цветения по стеблю равняется 1,9–2,0 см/сут. К этой цифре приводят и расчеты, сделанные по варианту, в котором был разрезан только стебель. В основу расчетов взяты: 1) расстояние от листьев, вырабатывающих гормоны, до отстоящих от них побегов-«индикаторов», 2) время от начала воздействия короткими фотопериодами на листья до начала бутонизации этих побегов минус время воздействия короткими фотопериодами, необходимое для появления первых бутонов в пазухах листьев. Поделив первую величину на вторую, получаем примерные данные по скорости передвижения гормональных веществ цветения. Подобные расчеты, произведенные для участков корня в вариантах с перерезанным корнем в данном опыте, показали, что скорость передвижения гормонов цветения по корню равняется 0,4–0,5 см/сут, т. е. примерно в 4 раза медленнее, чем по стеблю.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И НАРКОТИКОВ НА ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ГОРМОНОВ ЦВЕТЕНИЯ ПО РАСТЕНИЮ

Передвижение гормональных веществ цветения в разных органах растений — листе, стебле и корне, согласно нашим предыдущим исследованиям, не связано с основными путями восходящего и

нисходящего токов в растении, а осуществляется по живым клеткам коры.

В связи с этим возник вопрос о том, насколько этот процесс зависит от физиологического состояния клеток.

С этой целью нами в 1940 г. были поставлены опыты с периллой красной [Чайлахян, 1941а]. Были отобраны растения высотой в среднем 70—75 см. Два растения были оставлены целиком в условиях длинного дня в качестве контроля. Верхние части остальных растений с 8.VIII содержали в условиях короткого дня. Нижние части растений находились в условиях длинного дня. Через 20 дней растения подвергли формировке, верхушки растений были срезаны и в верхней короткодневной части каждого растения было оставлено по 10 крупных листьев, а все пазушные побеги срезаны; на нижней длиннодневной части каждого растения были срезаны все листья и побеги, кроме одной пары нижних супротивно сидящих побегов у основания растения.

Таким образом, на каждом растении сверху были только листья на коротком дне, внизу только 2 побега на длинном дне. Расстояние по стеблю между листьями (считая от самого нижнего листа) и побегами было в среднем 38 см. По этому участку стебля могло быть передвижение гормонов цветения после их накопления в листьях на коротком дне и после формировки растений 27.VIII, когда было создано основное условие их передвижения; листья без побегов на одной части растения, побеги без листьев на другой. До 27.VIII передвижения гормональных веществ цветения не могло быть, а шло их накопление в верхних листьях и отток непосредственно в пазушные побеги этих же листьев.

Для выяснения вопроса активного участия живых клеток в передвижении гормонов цветения участок стебля между листьями и побегами подвергали воздействию различных температур, а также паров эфира и хлороформа.

Для опыта с температурным воздействием вазон каждого из отобранных растений наклонялся, стебель растения изгибался и нижней изогнутой частью длиной 8—10 см погружался в ванночку с водой, температура которой для двух растений была 35°, для двух других 20° и еще для двух растений 5°. Верхняя часть стебля с листьями привязывалась к колышку, укрепленному около чашки. Состояние растений в течение опыта показано на рис. 27. В таком состоянии растения находились с 27.VIII по 5.X, после чего стебли были выпуты из ванночек, расправлены и подвязаны к колышкам.

В качестве контроля к данному опыту были взяты два растения с листьями на коротком дне и два растения с листьями на длинном дне без температурной обработки стебля. У последних в течение всего времени опыта на нижних побегах не появилось ни бутонов, ни цветков, они оставались в состоянии вегетативного роста. У опытных растений с листьями на коротком дне бутонизация побегов началась 19.X и цветение 31.X.

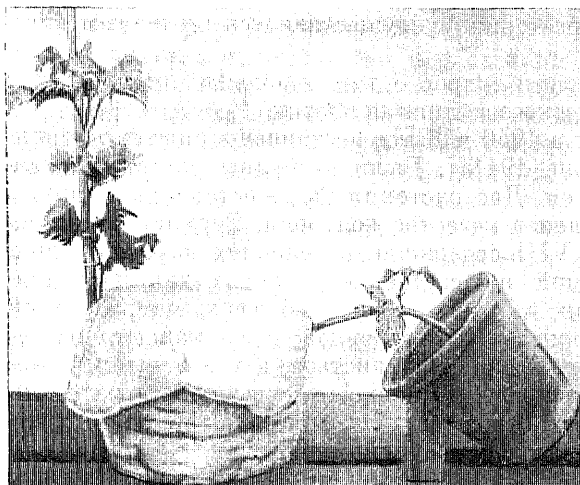


Рис. 27. Растение периллы в опыте с влиянием температуры на транспорт гормона цветения (фото 29.IX 1940 г.)

Развитие побегов у опытных растений проходило в тесной зависимости от температуры, при которой выдерживался стебель. Раньше всего начались бутонизация и цветение побегов в варианте с температурой 35° , затем в варианте с 20° , и, наконец, лишь к концу опыта началась бутонизация побегов растений при температуре 5° (состояние растений к концу опыта зафиксировано на рис. 28).

Эти данные совершенно ясно показывают, что передвижение гормональных веществ цветения зависит от температуры тканей того участка стебля, который расположен между листьями и побегами и по которому осуществляется это передвижение. А это значит, что живые клетки принимают активное участие в передвижении гормонов цветения.

Еще более убеждает в этом опыт, в котором участок стебля между листьями и побегами подвергался воздействию эфира и хлороформа. Воздействие производили следующим образом: на эпидермисе одного из междоузлий, расположенных между листьями и побегами, делали уколы булавкой и к месту уколов прикладывали ватку, смоченную эфиром или хлороформом. Обработку стебля эфиром и хлороформом производили 1 раз в 2 дня в течение 2 нед. При обработке стебля эфиром или хлороформом на побегах растений с листьями на коротком дне образования бутонов и цветков до конца опыта не было (рис. 29). Падение жизнедеятельности живых клеток привело к задержке передвижения гормональных веществ цветения.

Приведенные здесь результаты опытов показывают, что живые клетки тканей принимают активное участие в передаче фотопериодического влияния от листьев к стеблевым почкам и передвижение гормонов цветения по растению зависит от активности живых тканей того органа, в котором осуществляется этот процесс.

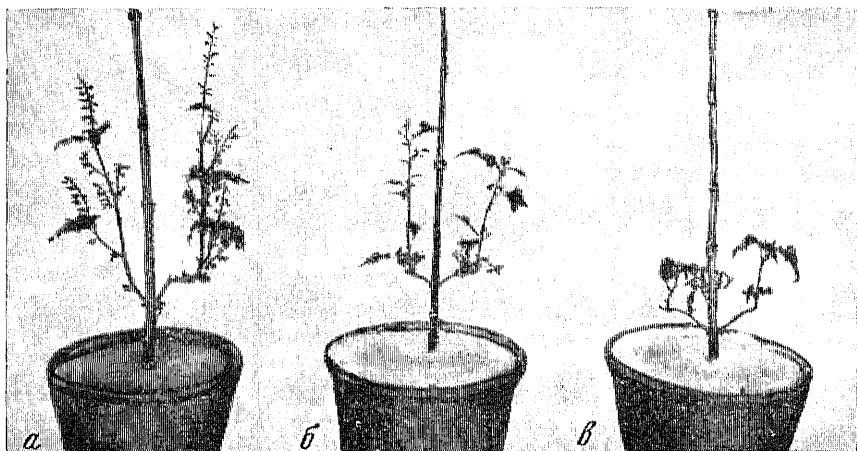


Рис. 28. Влияние температуры стебля на развитие нижних побегов периллы (фото 10.XI 1940 г.)

a — температура 35°, побеги в фазе созревания семян, *б* — 20°, побеги в фазе цветения, *в* — 5°, побеги в фазе начала бутонизации

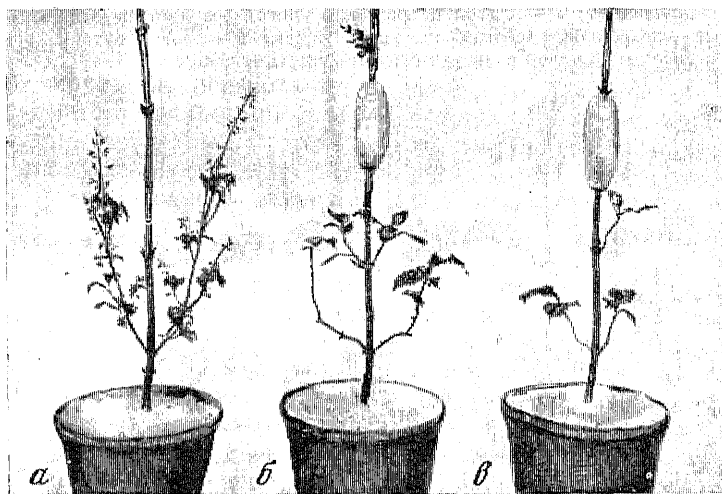


Рис. 29. Влияние обработки стебля периллы наркотиками на развитие нижних побегов (фото 10.XI 1940 г.)

a — контроль (без обработки), побеги цветут; *б* — обработка хлороформом, побеги вегетируют; *в* — обработка эфиром, побеги вегетируют

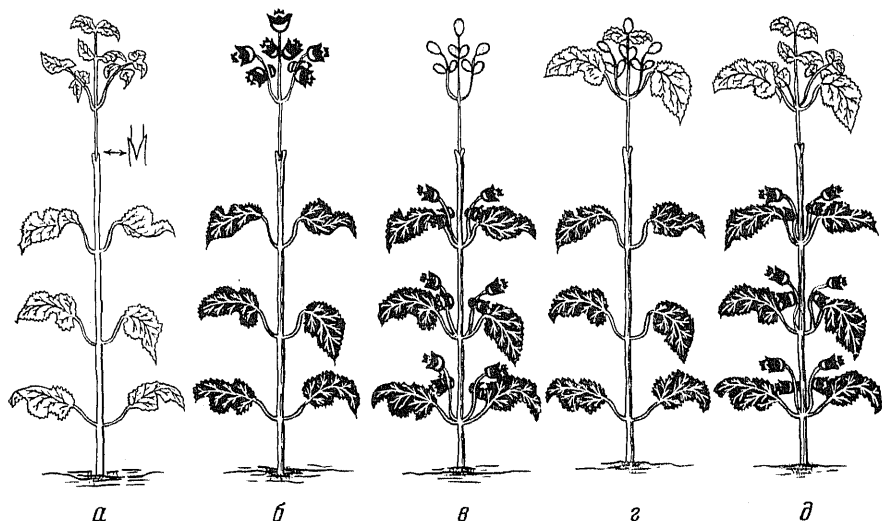


Рис. 30. Схема опытов по передвижению гормонов цветения при прививке вегетативного привоя на цветущий подвой

а — контрольная прививка; *б* — подвой без побегов, привой без листьев — привой цветет и плодоносит; *в* — подвой с побегами, привой без листьев — привой бутонизирует; *г* — подвой без побегов, привой с листьями — привой бутонизирует; *д* — подвой с побегами, привой с листьями — привой вегетирует

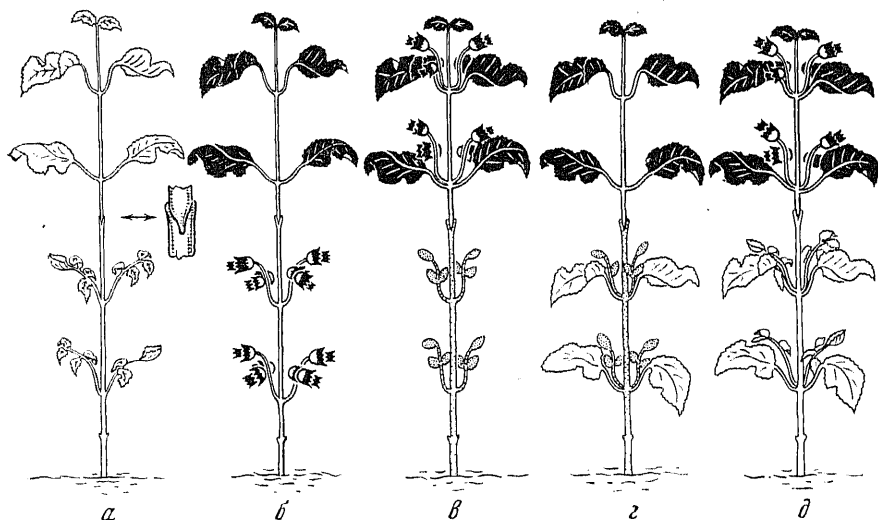


Рис. 31. Схема опытов по передвижению гормонов цветения при прививке цветущего привоя на вегетативный подвой

а — контрольная прививка; *б* — привой без побегов, подвой без листьев — подвой цветет и плодоносит; *в* — привой с побегами, подвой без листьев — подвой бутонизирует; *г* — привой без побегов, подвой с листьями — подвой бутонизирует; *д* — привой с побегами, подвой с листьями — подвой вегетирует

ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ГОРМОНОВ ЦВЕТЕНИЯ ИЗ ОДНОГО РАСТЕНИЯ В ДРУГОЕ ПРИ ПРИВИВКАХ

Опыты с прививками периллы, проведенные нами в 1936 г., показали, что верхушки нецветущего растения, привитые на цветущее растение, зацветают благодаря движению гормонов цветения из подвоя в привой через место прививки. Это оказалось возможным как в том случае, когда у подвоя вызывалось цветение после прививки на него вегетативной верхушки, так и в том случае, когда подвой был подготовлен к цветению до прививки. При этом выяснилось, что побеги, оставленные на подвое, задерживали передвижение гормонов цветения в привой, так как его основная масса поглощалась этими побегами.

Дальнейшие опыты по прививкам растений периллы были проведены в 1937 г. с целью детального анализа взаимоотношений листа и побега и их значения при прививках частей цветущего и нецветущего растений. При любом сочетании — прививке отрезков растений с длинного и короткого дня — о характере передвижения флоригена через место прививки можно судить по поведению вегетативного отрезка: его цветение и образование на нем семян являлось показателем свободного и полного передвижения гормонов цветения через место прививки, задержка в бутонизации и цветении показывала, что через место прививки проходит небольшое количество гормонов или что действие их ограничено, отсутствие образования бутонов и цветков являлось признаком того, что гормоны из цветущего отрезка не переходят в привитый вегетативный отрезок или переходят в незначительных количествах [Чайлахян, 1938а, б].

Все 4 типа реакции вегетативных компонентов прививки на действие гормонов цветения, поступающих из цветущих компонентов, представлены на рис. 30 и 31.

Результаты опытов с прививкой вегетирующего привоя на цветущий подвой и с обратной прививкой показывают, что при наличии побегов и листьев на обоих компонентах прививки они ведут себя в отношении цветения и плодоношения как вполне обособленные организмы. При этом действие гормонов цветения, переходящих из цветущего компонента в вегетативный, не выявляется или выявляется очень слабо в связи с тем, что основная масса гормона поглощена побегами цветущего компонента.

Помимо описанных опытов, в которых выяснялось значение листьев и побегов в прививках частей цветущего и вегетирующего растений, были поставлены следующие опыты: 1) по передвижению гормонов цветения при сращивании цветущего и вегетирующего растений верхушками и 2) по действию гормонов из листьев цветущих растений, привитых к вегетирующему растению.

Представление о способе прививки верхушками и состоянии растений дает рис. 32. Отличие этих прививок от предыдущих заключалось в том, что оба компонента прививки оставляли на

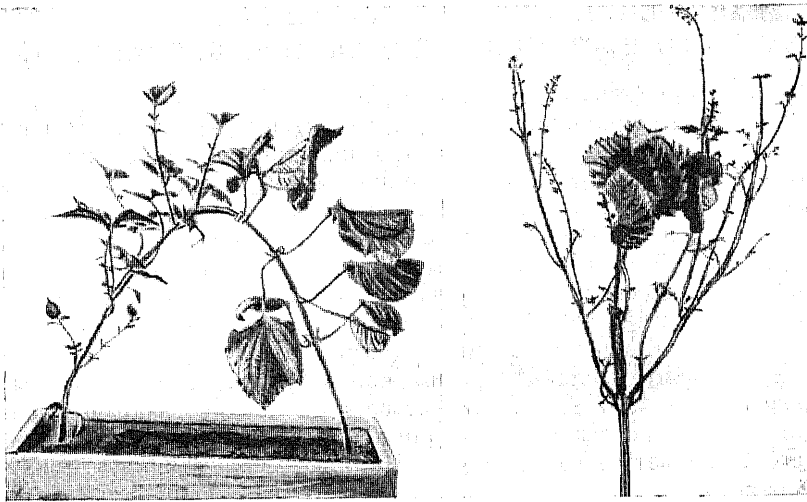


Рис. 32. Прививка растений периллы — сращивание цветущего и вегетирующего растений верхушками (фото 2.VIII 1937 г.)

Рис. 33. Цветение и плодоношение растений периллы под влиянием привитых «цветочно-спелых» листьев (фото 25.IX 1937 г.)

собственных корней и снабжение водой и минеральными веществами у каждого шло независимо друг от друга. При обычных прививках привой находится в полной зависимости от подвоя в отношении снабжения водой и минеральными веществами. В данных прививках эта зависимость была устранена, однако передвижение гормонов цветения из цветущего компонента в вегетирующий (их «перекачка») происходило и приводило к зацветанию побега.

Во всех описанных здесь прививках источником гормонов цветения являлись листья, оставшиеся на цветущем компоненте прививки в большом числе. Поэтому можно было считать, что прививка одних только листьев с цветущего растения также вызовет цветение у вегетирующего растения, к которому эти листья привиты.

В связи с этим на растениях периллы был поставлен опыт с прививкой на вегетирующее растение черенка с парой листьев от бутонизирующего растения. У вегетирующего растения удаляли верхушки и все листья и в расщеп вставляли черенок с двумя «цветочно-спелыми» листьями от бутонизирующего растения. В качестве контроля взяты вегетирующие растения, на которые были привиты листья с вегетирующих же растений. На опытных и контрольных прививках крупные листья, вновь появляющиеся на побегах, срезали. У контрольных прививок до самого конца опытов бутонов и цветков не образовалось. На растениях с при-

витыми «цветочно-спелыми» листьями вначале наблюдался вегетативный рост, но спустя 2 мес они начали бутонизировать, а затем и цвести (рис. 33).

Опыт показывает, что в листьях, подвергавшихся действию короткого дня, в течение 1 мес накопилось столько флоригена, что пары «цветочно-спелых» листьев было достаточно для того, чтобы вызвать метаморфоз растения и определить переход его побегов от вегетативного роста к цветению и плодоношению. Вместе с тем этот опыт указывает на большую стабильность гормонов цветения к условиям внешней среды и способность гормонов долго сохраняться в живых зеленых листьях: от момента прививки листьев к растениям и прекращения дальнейшего накопления гормонов до первых признаков их действия на меристематические ткани стеблевых почек прошло 40 дней и более. В течение этого периода времени листья находились в таких условиях длины дня, при которых синтез гормонов цветения не происходил.

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ ВОСПРИИМЧИВОСТЬ ИЗОЛИРОВАННЫХ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ

Возможность вызвать зацветание растений в условиях неблагоприятной длины дня путем прививки фотопериодически индуцированных листьев была показана нами на перилле красной, а Мельхерсом и Лангом [Melchers, Lang, 1941] на табаках, причем в этих опытах листья получали фотопериодическую индукцию находясь на растениях. Впоследствии Лона [Lona, 1949a, b] показал, что листья периллы, срезанные с кусочком стебля и выращенные на коротком дне в условиях песчаной культуры, после прививки их на вегетирующие на длинном дне растения вызывают на побегах этих растений образование цветочных почек, следовательно, листья, отделенные от растения, способны к фотопериодической индукции.

Карр [Carr, 1953] подверг сомнению результаты опытов Лона на том основании, что на кусочках стебля имелись корни и, главное, могла сохраниться меристема стеблевых почек. Проведенные им самим опыты показали, что при воздействии коротким днем на листья сои Билоки и дурнишника, срезанные у основания черешка, они при их дальнейшей прививке на вегетирующие растения на длинном дне не вызывали зацветания побегов. Равным образом не дали верхушечные побеги дурнишника и *Cheopodium amaranticolor*, взятые с вегетирующих растений и привитые на индуцированные коротким днем растения с удаленными почками. По мнению автора, эти опыты подтверждают точку зрения на природу фотопериодической индукции, высказанную Грегори [Gregory, 1948], и расходятся с представлениями нашими [Чайлахян, 1937] и Б. С. Мошкова [1937]. Однако Боччи, Лона и Сакс [Bocchi et al., 1956], проверяя наличие реакции на короткий день у листьев периллы красной на растениях, полностью лишенных почек, нашли, что листья обладают способностью к

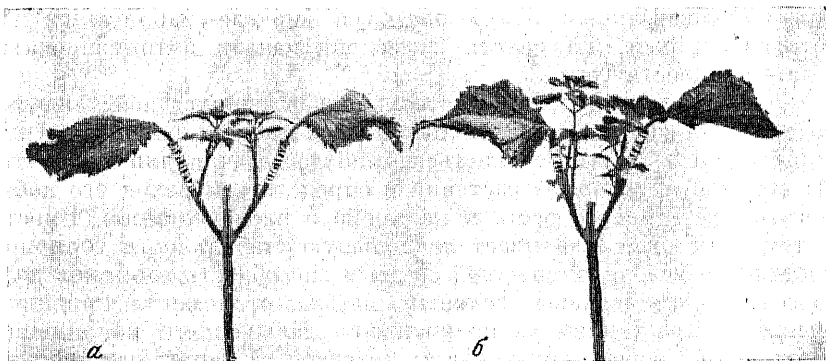


Рис. 34. Цветение периллы красной в условиях длинного дня под влиянием привитых листьев, выдержанных в изолированном состоянии в условиях короткого дня (фото 5.IX 1956 г.)

а — контрольное растение с листьями, выдержанными 33 дня в условиях длинного дня и привитыми в боковые побеги, — побеги вегетируют; б — опытное растение с листьями, выдержанными 33 дня в условиях короткого дня и привитыми в боковые побеги, побеги с характерными для зацветающих растений листьями — цветут

фотопериодической индукции, так как при их прививке на вегетирующие растения они вызывали цветение побегов.

Ввиду противоречивости результатов опытов Лона и Карра и в продолжение работ по изучению способности к фотопериодической индукции изолированных листьев нами были проведены опыты с периллой красной [Чайлахян, 1958б] в течение вегетационного периода 1955 и 1956 гг. Основной задачей опытов было выяснить, обладают ли фотопериодической чувствительностью изолированные листья и накапливаются ли в них гормональные вещества, необходимые для цветения растений.

С растений красной периллы на длинном дне были срезаны листья, которые были погружены основаниями черешков на 24 ч в слабый раствор β -индолилуксусной кислоты (ИУК, 100 мг/л), а затем помещены в стеклянные сосуды с водой или питательной смесью Кнопа (половина нормы). Спустя неделю начали появляться корни, у большей части листьев они сохранялись, у другой части — ежедневно удалялись. Все опытные листья после их срезки находились на коротком 10-часовом дне, а контрольные листья были оставлены на длинном дне. Культуру изолированных листьев периллы проводили в течение 33 дней.

Для прививки листьев на вегетирующие растения, все время находившиеся на длинном дне, были отобраны наиболее хорошо сохранившиеся листья, тщательно удалены корни и черешки листьев клином в расщеп прививали в побеги подвоя. На каждом растении-подвое удаляли все крупные листья и оставляли по два побега с пазушными почками, из которых впоследствии развивались побеги-индикаторы. Эти растения содержали на длинном дне и первую неделю выдерживали во влажной камере.

Привитые листья сохранялись далеко не полностью, и значительная часть их погибла. Во всех тех случаях, когда листья прижились и некоторое время сохранялись, наблюдался вполне очевидный и одинаковый эффект: под влиянием привитых короткодневных листьев побеги бутонизировали и цвели, под влиянием привитых длиннодневных листьев побеги оставались в вегетативном состоянии (рис. 34). При этом побеги зацветали под влиянием листьев с короткого дня, которые находились как на питательной смеси, так и на воде.

Результаты этого опыта свидетельствуют о том, что полностью изолированные листья растений без корней, без меристемы стеблевых почек и в отсутствие минерального питания способны к восприятию фотопериодического воздействия и накоплению гормональных веществ, необходимых для зацветания растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенные опыты показывают, что гормоны цветения, возникающие в листьях, движутся к стеблевым почкам по клеткам листа, стебля и корня в любом возможном направлении: вверх (в акропетальном направлении), вниз (в базипетальном направлении) и горизонтально. Явление полярности не приложимо к движению и распространению гормонов цветения в органах, тканях и клетках растений. В своем движении гормоны могут проходить большое расстояние.

Возникающие в листьях гормоны передвигаются по клеткам ткани и не обязательно связаны в своем движении с проводящими пучками. Переходя в стебель, гормоны движутся по коре; по древесинной части стебля они передвигаться не могут. Это передвижение не определяется направлением основных проводящих путей коры, а идет и в поперечном направлении по клеткам коровой паренхимы. Передвижение гормонов цветения по растению зависит от физиологического состояния живых тканей того органа, в котором осуществляется этот процесс.

При прививке одного растения на другое гормоны цветения передвигаются через место прививки. Это движение возникает как в случае прививки вегетативного побега, не содержащего гормонов, на растение-подвой, в листьях которого они продуцируются, так и в случае, когда побег прививается к растению, уже заранее накопившему гормоны.

Гормоны цветения могут передаваться вегетирующим растениям также при прививке на них листьев, получивших фотопериодическую индукцию как в системе целого растения, так и в изолированном состоянии. Таким образом, изолированные листья способны воспринимать фотопериодическое воздействие.

Все приведенные в этой главе материалы ясно показывают, что гормональные факторы, возникающие в листьях растений на благоприятной длине дня, определяют переход растений от вегетативного роста к цветению.

ИНГИБИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ ЦВЕТЕНИЯ

Идея о возможном участии в регуляции цветения каких-то ингибирующих факторов появилась уже в первых работах, посвященных фотопериодизму. В 1925 г. Гарнер и Аллард [Garner, Allard, 1925] показали, что верхние листья короткодневного растения *Cosmos*, которые получали длинный день, подавляют стимулирующее действие на цветение ниже расположенных листьев, находящихся на коротком дне. В опытах с другими короткодневными видами — с крупноцветной хризантемой и периллой [Чайлахян, 1936б, 1937] — мы наблюдали, что листья, оставляемые на длинном дне и находящиеся на пути между короткодневными листьями и побегами, тормозят цветение побегов. В эти же годы подобные наблюдения на хризантемах были сделаны Б. С. Мошковым [1936а]. Листья, находившиеся на неблагоприятной длине дня, задерживают цветение также длиннодневных видов — белены [Lang, Melchers, 1941] и шпината [Withrow A., Withrow R., Biebel, 1943].

В целом эти данные показывают, что наряду со стимуляцией в регуляции цветения важное значение имеет и его ингибирование.

РЕАКЦИЯ ПОБЕГОВ НА ДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫЙ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ЛИСТЬЕВ

Факт существования механизмов ингибирования цветения был подтвержден результатами специальных опытов, в которых детально изучено влияние дифференцированного фотопериодического режима листьев на зацветание побегов.

В наших опытах были взяты растения короткого дня — перилла красная и растения длинного дня — горчица белая, шпинат Витофик, редис Лебяжая сосулька и рудбекия [Чайлахян, 1946а]. Постановке опытов предшествовала формовка растений. Оставленные на растениях 2—3 листа помещали в условия различного светового режима и суммарный эффект действия листьев, получающих различные фотопериоды, учитывали по скорости репродуктивного развития верхушечной почки.

Опыт с периллой состоял из следующих вариантов: 1) оба очередных листа на коротком 8—9-часовом дне ($\frac{K}{K}$); 2) верхний лист на коротком дне, нижний лист на длинном дне ($\frac{K}{D}$); 3) правый лист на коротком дне, супротивно расположенный левый лист на длинном дне ($\frac{D}{K}$); 4) верхний лист на длинном дне, нижний лист на коротком дне ($\frac{D}{K}$); 5) оба очередных листа на длинном дне ($\frac{D}{D}$). Схема опытов с горчицей, шпинатом, рудбекией состояла из тех же вариантов, кроме 3, так как у этих видов супротивно лежащих листьев нет.

При описании подобных опытов листья, находившиеся на длинном дне, называются длиннодневными листьями, а листья, находившиеся на коротком дне, — короткодневными листьями.

Обнаружено тормозящее цветение действие длиннодневных листьев у периллы, причем это действие в различных вариантах выражено в разной степени. Так, в варианте $\frac{K}{K}$ растения бутонизировали через 35 дней от начала опыта, в варианте $\frac{K}{D}$ — через 38 дней, в варианте $\frac{D}{K}$ — через 53 дня, в варианте $\frac{D}{K}$ — через 72, а в варианте $\frac{D}{D}$ — растения оставались вегетативными (рис. 35). Здесь вырисовывается отчетливая закономерность в развитии побега в зависимости от взаимного положения короткодневного и длиннодневного листьев; если верхний лист находится на коротком дне, то задерживающее действие нижнего длиннодневного листа почти не сказывается — задержка бутонизации сравнительно с контролем всего 3 дня; при супротивном расположении длиннодневного и короткодневного листьев задержка в развитии побегов увеличивается до 18 дней. Если же длиннодневный лист находится выше короткодневного, то наступает резкая задержка цветения в 37 дней.

Таким образом, в этом опыте выявился факт особенно резкого тормозящего действия целого листа, если он находится на длинном дне и расположен между короткодневным листом и верхушечной почкой.

Результаты опытов с длиннодневными растениями — горчицей, шпинатом и рудбекией — приводятся в табл. 1. При рассмотрении этих данных необходимо иметь в виду, что горчица является стебельным растением и листья, находившиеся в различных условиях светового режима, отстоят друг от друга на некотором расстоянии, чего нет у шпината и рудбекии. В то же время фотопериодическая реакция горчицы имеет количественный характер, поэтому бутонизация побегов с замедлением наступает и в условиях короткого дня; а у шпината и рудбекии развитие побегов в этих условиях не идет. Сравнение вариантов опыта, где у растений оба листа находятся на длинном дне, с вариантами, где

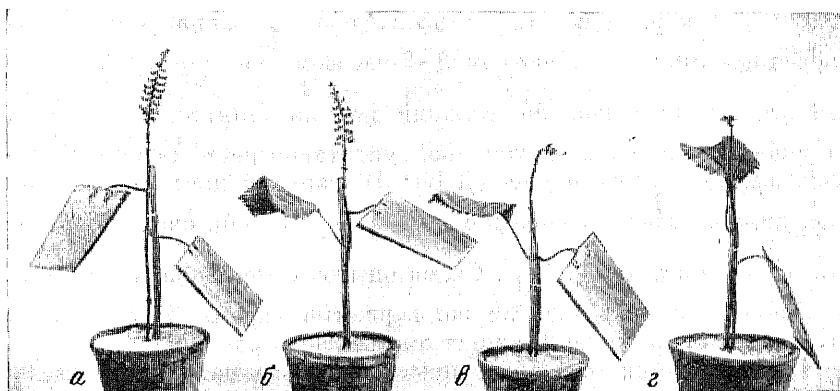


Рис. 35. Развитие верхушечных побегов красной периллы в зависимости от расположения длиннодневного и короткодневного листьев

а — оба листа на коротком дне, побег плодоносит; *б* — верхний лист на коротком, нижний на длинном дне, побег плодоносит; *в* — листья на длинном и коротком дне расположены супротивно, побег бутонизирует; *г* — верхний лист на длинном, нижний на коротком дне, побег вегетирует

у растений верхний лист находится на длинном дне, а нижний — на коротком дне, показывает, что различия в сроках развития побегов укладываются в пределы 1—3 дней. Задерживающее развитие действие короткодневного листа, находящегося выше длиннодневного листа, в целом невелико и у различных длиннодневных видов неодинаково. У стебельного растения — горчицы — оно выражено сильнее, чем у розеточных форм, а среди последних — больше у шпината, слабее у рудбекии.

Задерживающее действие длиннодневных листьев выявилось и в опыте с периллой красной, в котором на растениях оставляли по 2 пары супротивных листьев, а между ними по 2 побега. В одной группе растений верхние листья выдерживали на коротком дне, а нижние — на длинном; в другой группе, наоборот, верхние листья выдерживали на длинном, а нижние — на коротком дне. Несмотря на то что длительность фотопериодического воз-

Таблица 1

Влияние дифференцированного светового режима листьев на развитие побегов длиннодневных видов

Растение	Число дней от начала опыта	Вариант опыта			
		$\frac{К}{К}$	$\frac{К}{Д}$	$\frac{Д}{К}$	$\frac{Д}{Д}$
Горчица	До бутонизации	27	23	12	15
Шпинат	До стрелкования	—	20	17	14
Рудбекия	То же	—	10	10	9

действия коротким днем и поверхность покрываемых листьев в обеих группах растений были одинаковы, тем не менее побеги в первой группе зацвели, а во второй группе их развитие задержалось. Скорость передвижения ассимилятов из верхних листьев в побеги была выше, чем из нижних листьев, что объясняется также анатомическим строением стебля растений периллы. Из короткодневных листьев, находящихся выше побегов, продукты обмена, необходимые для цветения, притекали быстро, и это обеспечивало зацветание побегов. Из нижних короткодневных листьев эти продукты притекали к стеблевым почкам позднее, чем ассимиляты из верхних длиннодневных листьев, под влиянием которых изменялось физиологическое состояние стеблевых почек [Чайлахян, 1948а].

По результатам изложенных опытов можно сделать следующий вывод: одно из кардинальных отличий фотопериодической реакции длиннодневных растений от фотопериодической реакции короткодневных растений заключается в том, что при наличии листьев, находящихся в условиях благоприятных фотопериодов, задерживающее действие короткодневных листьев у растений длинного дня значительно слабее, чем задерживающее действие длиннодневных листьев у растений короткого дня.

Этот вывод согласуется с экспериментами, в которых фотопериодическая индукция прерывалась различным числом неиндуктивных фотопериодов. Опыты с сахарной свеклой [Naylor, 1941], *Lolium temulentum* [Evans, 1960], рудбекией [Самыгин, 1948] показали, что цветение длиннодневных растений может быть успешно индуцировано даже при достаточно длинных перерывах в индукции, хотя очень длинный перерыв все же тормозит этот процесс. У короткодневных растений неиндуктивные длинные фотопериоды заметно задерживают цветение. Активный ингибиторный характер такой задержки виден в том, что, например, у *Salvia* 1 день непрерывного освещения способен устранить действие 5 индуктивных коротких дней [Wellensiek, 1960], а у *Kalanchoe blossfeldiana* 1 длинный день способен полностью подавить индуктивное действие 1,5—2 коротких дней [Schwabe, 1956].

Вероятно, большая чувствительность короткодневных растений к ингибции цветения и обусловила то, что именно на них проведено большинство исследований по данному вопросу. Так, действие фактора, вызывающего ингибирование цветения, показано в опытах с *Salvia occidentalis* [Bhargava, 1963], где непрерывное освещение давалось одной из пар листьев, тогда как остальные находились в условиях короткого дня. Чем ближе к верхушке располагались длиннодневные листья, тем больше была степень ингибирования цветения. Аналогичные данные получены на перилле зеленой [Barbat, Ochesanu, 1965; Ochesanu, Barbat, 1968].

У некоторых растений особое значение для перехода к цветению могут иметь семядоли. У растений длиннодневных и корот-



Рис. 36. Влияние семядолей во время фотопериодической индукции на развитие верхушечного мужского соцветия *Xanthium strumarium*

а — нормальное соцветие у растений без семядолей; *б* — израстание соцветия под влиянием семядолей

кодневных видов с коротким ювенильным периодом семядоли могут быть так же восприимчивы к фотопериодическому воздействию, как и настоящие листья [Чайлахян, Подольный, 1968].

В то же время у таких растений, как дурнишник, семядоли оказались не только значительно менее восприимчивыми к фотопериодическому воздействию по сравнению с листьями 1-й пары, но и способными даже ингибировать цветение. Это было показано в опытах, где у растений оставляли семядоли, листья 1-й пары и побеги, находящиеся в их пазухах. Листья 1-й пары, получившие 5 коротких дней, вызывали бутонизацию и цветение своих пазушных побегов. Однако у побегов из пазух семядолей бутонизация сильно задерживалась, а цветение так и не наступало до конца опыта (60 дней). Это могло быть результатом того, что семядоли являются источником регуляторных веществ, задерживающих цветение своих пазушных почек.

При наличии индуцированных листьев 1-й пары бутонизация и цветение побегов из пазух листьев и семядолей происходят одновременно. В то же время фотопериодическая индукция в 5 коротких дней оказалась недостаточной для семядолей: растения, у которых фотопериодическую индукцию получали семядоли, остались вегетативными. Таким образом, вполне вероятно, что семядоли дурнишника не только гораздо менее восприимчивы к фотопериодическому воздействию, но и способны ингибировать цветение своих пазушных побегов.

Эта способность обнаруживается также и в опытах, где у растений удаляли семядоли. Если семядоли удаляли за 2 дня до фотопериодической индукции или непосредственно перед ней, то бутонизация наступила на 12-й, а цветение на 28-й день. Если

семядоли были на растении во время фотопериодической индукции и их удаляли сразу после окончания индукции, то бутонизация задерживалась на 3 дня, а цветение на 16 дней. Если же семядоли оставались и после индукции, то цветение не наступало. Таким образом, семядоли являются источником веществ, ингибирующих цветение. Эта ингибция проявляется как во время фотопериодической индукции, так и после нее. В последующих опытах было показано, что семядоли также способны вызывать прорастание уже заложенных верхушечных соцветий (рис. 36).

Способность семядолей ингибировать цветение не позволяет молодым растениям дурнишника перейти к цветению, пока не развернутся настоящие листья. Тем самым они определяют длительность ювенильного периода у дурнишника. Аналогичный способ регуляции ювенильного периода обнаружен у растений гороха. Семядоли поздних сортов гороха являются источником ингибитора цветения. Этот ингибитор образуется также и в условиях короткого дня, обуславливая тем самым количественную длиннодневную фотопериодическую реакцию поздних сортов гороха, которая у ранних сортов не наблюдается [Murfet, 1977].

РЕАКЦИЯ ПОБЕГОВ НА ДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫЙ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЙ РЕЖИМ РАЗНЫХ ЧАСТЕЙ ЛИСТА

Для выяснения вопроса о сравнительной способности к восприятию фотопериодического воздействия отдельными частями листа необходимо было создать дифференцированный световой режим в пределах одной и той же листовой пластинки.

С этой целью нами были проведены опыты с периллой красной (короткодневный вид) и шпинатом сорта Виктория (длиннодневный вид) [Чайлахян, 1945в]. На каждом вегетирующем растении периллы были срезаны все листья и побеги, кроме верхушечной почки и одного вполне развитого крупного листа на пятом узле снизу; в каждой розетке шпината удалены все листья, кроме одного, самого крупного листа в центре розетки.

Варианты опыта: 1) лист целиком на длинном естественном дне (Д); 2) лист целиком на коротком дне (К); 3) основание листа получило короткий день, верхняя часть — длинный день ($\frac{Д}{К}$); 4) основание на длинном дне, верхняя часть листа на коротком ($\frac{К}{Д}$); 5) левая продольная половина на длинном дне, правая — на коротком (Д/К); 6) основание на коротком дне, верхушка в непрерывной темноте ($\frac{Т}{К}$); 7) основание в непрерывной темноте, верхушка на коротком дне ($\frac{К}{Т}$); 8) левая половина в темноте, правая на коротком дне (Т/К).

Данные по перилле указывают, как и в предыдущих опытах, на резкое различие между вариантами $\frac{Д}{К}$ и $\frac{К}{Д}$; при воздействии коротким днем на основание листа $\left(\frac{Д}{К}\right)$ переход соответствующего побега к репродуктивному развитию мало отстает от бутонизации того побега, лист которого целиком находится на коротком дне (К); при воздействии коротким днем на верхнюю часть листа $\left(\frac{К}{Д}\right)$ отставание весьма резкое. Зона длинного дня (основание листа), отделяющая побег от короткодневной зоны (верхушки листа), является каким-то своеобразным барьером, сильно тормозящим передачу фотопериодического воздействия от верхней части листа к побегу. При продольном расположении длиннодневной и короткодневной зон (Д/К) задержка в развитии побега значительно меньше, но она достаточно рельефно выявлена, как и в опытах, проведенных ранее Б. С. Мошковым [1939а, б].

Подобного рода барьер создается и в листе шпината, если его основание находится на коротком дне, а верхушка листа на длинном дне $\left(\frac{Д}{К}\right)$, так как именно в этом варианте имеется резкое отставание в стрелковании побегов в отличие от других вариантов: К, К/Д и $\frac{К}{Д}$.

Этот барьер у периллы снимается в том случае, если основание листа выдерживается не на длинном дне, а в непрерывной темноте. Действительно, бутонизация побегов в варианте $\frac{К}{Т}$ мало отличается по сроку от бутонизации побегов, листья которых имеют затемнение в верхушечной половине $\frac{Т}{К}$ или в продольной половине (Т/К). Таким образом, темнота в отличие от длинного дня совершенно не задерживает передачи фотопериодического стимула. Кроме того, поведение побегов в вариантах с непрерывной темнотой $\left(\frac{Т}{К}, \frac{К}{Т} \text{ и } Т/К\right)$ полностью дает ответ на вопрос о причинах неравноценности нижней и верхней половинок листа: не различная способность к восприятию фотопериодического воздействия, а различие в расположении половинок листа, находящихся на длинном и коротком дне, определяет различный их эффект на цветение побегов.

В «скользящих вариантах» опыта с растениями периллы в случаях последовательного воздействия коротким днем то на одну, то на другую половину листа $\left(\frac{Д}{К} + \frac{К}{Д}, Д/К + К/Д\right)$, как и следовало ожидать, наблюдается задержка в развитии побегов сравнительно с вариантами $\frac{Д}{К}$ и Д/К. Но в вариантах $\frac{Т}{К} \frac{К}{Т}$ и Т/К+К/Т задержки в развитии побегов почти нет сравнительно

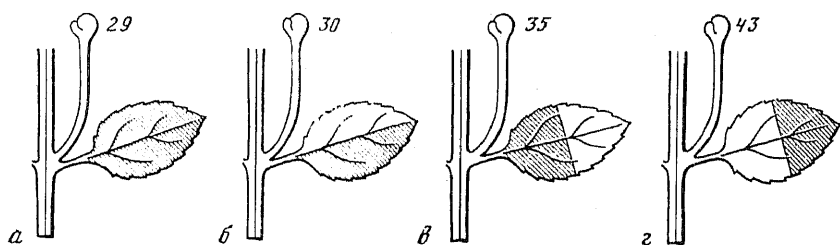


Рис. 37. Схема опыта по воздействию короткого или длинного дня на разные половинки листа растений периллы

а — лист целиком на коротком дне; *б* — одна продольная половина на длинном дне, а другая на коротком дне; *в* — основание листа на коротком дне, верхушка на длинном дне; *г* — основание листа на длинном дне, верхушка на коротком дне. Цифры обозначают число дней от начала опыта до бутонизации побега

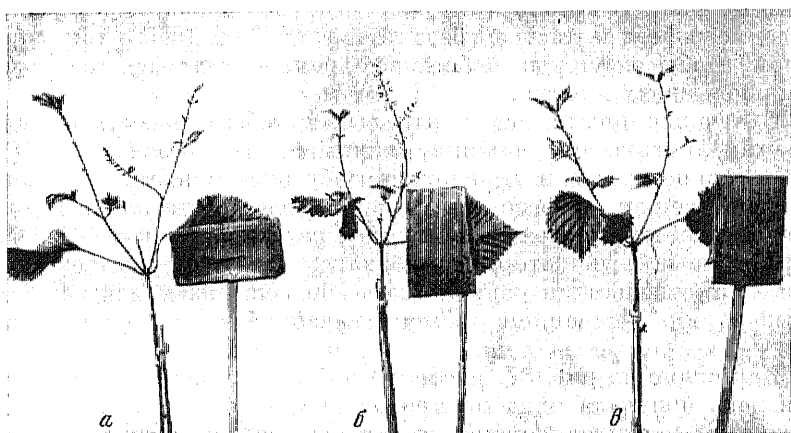


Рис. 38. Развитие побегов периллы в зависимости от воздействия коротким днем на отдельные части листа (фото 16.VIII 1942 г.)

а — продольная половина листа на коротком дне — побег цветет; *б* — основание листа на коротком дне — побег цветет; *в* — верхушка листа на коротком дне — побег вегетирует. Левые побеги и листья находятся на естественном длинном дне

по с вариантами $\frac{T}{K}$ и T/K , так как, по существу, в последних случаях воздействию короткого дня все время подвергаются клетки одной и той же листовой поверхности, а в первых случаях клетки одной и той же поверхности листа получают то короткий день, то темноту. Это указывает на то, что в темноте в листьях короткодневного растения не только создаются условия для свободного передвижения фотопериодического стимула, но и в известной мере продолжаются процессы, индуцированные коротким днем.

В дальнейшем были продолжены опыты, в которых дифференцированный световой режим создавался для отдельных частей листовой пластинки. В качестве объекта исследования была взята перилла краснолистная. Растения в возрасте 2 мес были подвергнуты формовке: на главном стебле каждого растения срезали верхушку и удаляли все листья и побеги, кроме 2 супротивно расположенных листьев и 2 побегов, сидящих в пазухах этих листьев. Левые лист и побег оставляли в качестве контроля на длинном естественном дне, а правые лист и побег служили опытными [Чайлахян, 19556].

Схема первого опыта состояла из следующих вариантов: 1) лист целиком на коротком 9-часовом дне, 2) одна продольная половина листа на длинном дне, другая — на коротком дне, 3) основание листа на коротком дне, верхушка на длинном дне, 4) основание листа на длинном дне, верхушка на коротком дне (рис. 37).

Дифференцированное воздействие коротким днем продолжалось 45 дней. В течение этого времени все вновь образующиеся молодые побеги и листья срезали 1 раз в 3—5 дней с таким расчетом, чтобы пазушные побеги все время находились только под влиянием своих листьев.

В течение опыта все контрольные побеги, находившиеся в пазухах листьев, получавших длинный день, оставались в фазе вегетативного роста и к заложению бутонов и цветочных зачатков не перешли. В фазе вегетативного роста оставались и контрольные побеги, листья которых находились на естественном дне.

Все же побеги, которые находились в пазухах листьев, целиком или отдельными половинками подвергшихся действию короткого дня, с течением времени начали бутонизировать и цвести.

Как видно из рис. 37, цветение побегов в варианте, где короткий день получала одна из продольных половинок листа (Д/К), наступило почти одновременно с побегами, где листья получали короткий день целиком (К).

Однако характер цветения в первом случае был довольно своеобразный, цветы появлялись в первую очередь на тех побегах 2-го порядка, которые находились на стороне основного побега, соответствующей стороне листа, получавшей короткий день; на другой стороне бутонизация и цветение побегов 2-го порядка были задержаны. Это указывает на строго линейный характер передвижения фотопериодического стимула.

В вариантах опыта при дифференцированном воздействии длинным и коротким днем на основание или верхушку листа наметились различия в цветении побегов (рис. 38). Там, где на коротком дне находилось основание листовой пластинки, цветение побегов наступило через 35 дней, где же действию короткого дня подвергалась верхушка листа, цветение началось через 43 дня.

Эти данные отчетливо демонстрируют неравноценность от-

дельных частей листа в восприятии фотопериодического воздействия.

Встает вопрос, чем обуславливается эта неравноценность? Здесь можно было бы сделать два предположения: 1) ткани различных участков листа имеют специфические черты в процессе восприятия фотопериодического воздействия, 2) установленное различие заключается не в той или иной способности отдельных частей листа к восприятию смены дня и ночи, а в разных условиях передачи фотопериодического стимула в побег, обусловленных пространственным расположением этих частей. Детальный анализ показывает, что более правильным является второе предположение.

Если бы верхушечная половина обладала слабой способностью восприятия длины дня сравнительно с основанием, то в случае, когда продольная половина листа подвергалась воздействию короткого дня, трудно было бы ожидать столь быстрого воздействия на пазушный побег. Вряд ли в этом случае его цветение началось бы почти одновременно с цветением побега, у которого лист целиком подвергался действию короткого дня.

В то же время условия передачи фотопериодического стимула в побег от основания и от верхушечной половины листа далеко не равны: в первом случае возникающие под влиянием короткого дня продукты обмена, необходимые для цветения, непосредственно передвигаются в черешок и пазушный побег, во втором случае продукты обмена, необходимые для цветения, вначале движутся по тканям основания листа, находящегося под влиянием длинного дня, а затем уже попадают в черешок и побег. Таким образом, пластические вещества, вырабатываемые в основании листа на длинном дне, попадают в побег раньше, чем продукты обмена, образующиеся в верхушке на коротком дне. Это, по-видимому, и является причиной задержки в цветении побегов в варианте $\frac{Д}{К}$ сравнительно с $\frac{К}{Д}$.

Был поставлен дополнительно еще второй опыт из четырех вариантов: 1) контроль — лист целиком на длинном дне (Д), 2) контроль — лист целиком на коротком 9-часовом дне в течение 46 дней (К), 3) лист первые 5 дней в непрерывной темноте, а затем на коротком дне (Т+К), 4) в течение 46 дней верхушечная половина листа в непрерывной темноте, а основание на длинном дне $\left(\frac{Т}{Д}\right)$.

Третий вариант был поставлен в развитие ранее проведенного нами опыта с периллой, где было показано, что после выдерживания растений в непрерывной темноте эффект влияния короткого дня ускоряется. Четвертый же вариант имел целью показать, что для развития растений имеет значение восприятие смены света и темноты одними и теми же участками листа. Схема и результаты опыта представлены на рис. 39, из которого видно, что выдерживание листа в темноте в течение 5 дней вызывает задержку в цве-

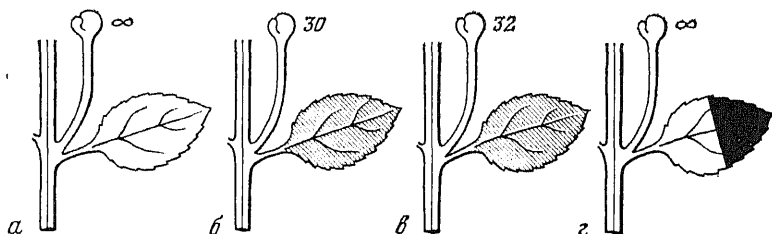


Рис. 39. Схема опыта по воздействию короткого дня, длинного дня и темноты на разные половинки листа растений периллы

а — контроль, лист целиком на длинном дне; б — лист целиком на коротком дне; в — лист целиком первые 5 дней в непрерывной темноте, затем на коротком дне; г — основание листа на длинном дне, верхушка в непрерывной темноте. Цифры обозначают число дней от начала опыта до бутонизации побега

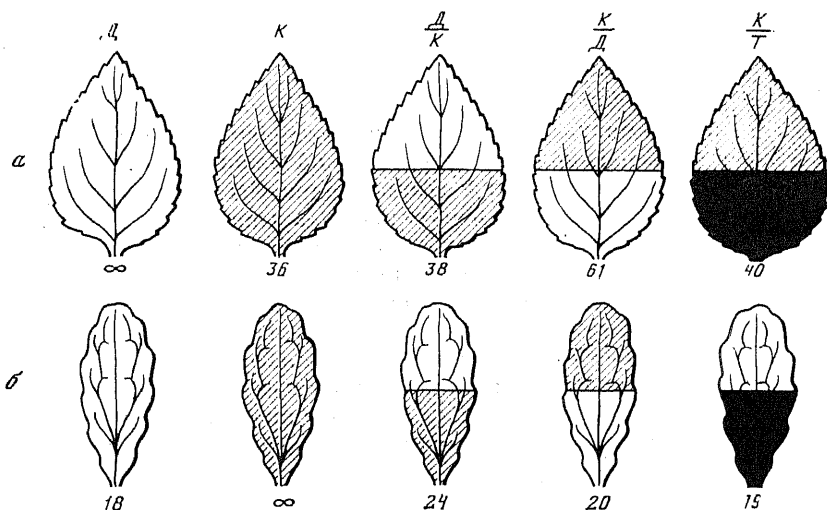


Рис. 40. Общая схема дифференцированного фотопериодического воздействия на листья растений периллы (а) и рудбекии (б)

Цифры под листьями обозначают число дней до бутонизации периллы и стрелкования рудбекии

тении не на 5 дней, а лишь на 2 дня сравнительно с коротким днем.

В четвертом варианте бутонизации и цветения побегов не наступило вовсе. Это указывает на то, что образование в листе продуктов обмена, необходимых для цветения, происходит лишь в том случае, если одни и те же клетки листа подвергаются влиянию смены света и темноты.

Таким образом, результаты второго опыта указывают на невозможность в фотопериодической реакции пространственного разделения участков листа, воспринимающих свет и темноту,

вместе с тем дают основание к выводу о возможном комбинировании периодов непрерывной темноты и коротких фотопериодов без задержки процессов образования продуктов обмена, необходимых для цветения побегов у короткодневных растений.

Общая картина реакции побегов короткодневного вида — периллы и длиннодневного растения — рудбекии на дифференцированный фотопериодический режим в пределах одного листа представлена на рис. 40. Гормоны цветения, возникающие в верхней половине листа, при своем продвижении встречаются с задерживающим воздействием длиннодневной зоны — основания листа в случае периллы и, наоборот, короткодневной зоны — в случае рудбекии. Эта задержка не может быть объяснена разрушением гормонов цветения в клетках основания листа или удлинением путей их передвижения, так как темнота (у периллы) целиком снимает эту задержку.

Активный характер задержки цветения листьями или даже половинками листа, находящимися в условиях неблагоприятной длины дня, свидетельствует о том, что в этих листьях возникают вещества, тормозящие цветение, или ингибиторы цветения.

ХАРАКТЕР ВЛИЯНИЯ ЛИСТЬЕВ, НАХОДЯЩИХСЯ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ СВЕТОВОГО РЕЖИМА, НА РАЗВИТИЕ ПОБЕГОВ

Изучение фотопериодической реакции при дифференцированном световом режиме отдельных листьев привело нас к установлению закономерностей в развитии побегов растений в зависимости от взаимного положения короткодневного и длиннодневного листьев. Как и в опытах с дифференцированным световым режимом отдельных частей — половинок листа, у растения короткого дня — периллы — выявился факт резкого тормозящего цветения действия длиннодневной зоны — целого листа, если он находится на пути между короткодневным листом и верхушечной почкой. Длиннодневный лист создает как бы барьер для фотопериодического стимула, движущегося из нижнего короткодневного листа к верхушке стебля. У растения длинного дня — горчицы такого рода своеобразный барьер, хотя и в менее выраженной форме, создается при расположении короткодневного листа над длиннодневным.

Возникновение барьера происходит в силу того, что в зонах — половинках листа или в целых листьях, находящихся на неблагоприятной длине дня, образуются вещества, тормозящие цветение, т. е. способствующие вегетативному морфогенезу в противоположность гормонам цветения.

Встал вопрос о том, взаимодействуют ли гормоны цветения и ингибиторы между собой при передвижении их по листу и стеблю к стеблевым почкам или их воздействие проявляется непо-

средственно в меристематических тканях стеблевых почек, на развитие которых они оказывают противоположное влияние.

В поисках ответа на этот вопрос нами были поставлены опыты с периллой красной и горчицей белой, в которых участки стебля с листьями, находившимися в условиях короткого или длинного дня, подвергали частичному отщеплению. Растения до опыта выращивали в условиях неблагоприятных фотопериодов, а непосредственно перед опытом подвергали формовке таким образом, что на каждом растении оставляли 2 крупных листа на 4-м и 5-м узлах и верхушечную центральную почку; все прочие листья и побеги удаляли, причем подрезку вновь появляющихся побегов и листьев производили систематически в течение всего периода опытов [Чайлахян, 1946а, б].

При отщеплении отдельных участков стеблей с листьями выше листа на 5—8 см делался скошенный поперечный надрез на половину диаметра стебля, который затем продолжался вниз на разные расстояния: до узла, на котором сидит данный лист, или до нижнего узла, на котором находится нижний лист.

Опыт с периллой состоял из следующих вариантов: 1) верхний лист на коротком дне, нижний — на длинном дне; 2) то же, стебель отщеплен до узла верхнего короткодневного листа; 3) то же, стебель с верхним короткодневным листом отщеплен до узла нижнего листа; 4) верхний лист на длинном дне, нижний — на коротком дне; 5) то же, стебель отщеплен до узла верхнего длиннодневного листа; 6) то же, стебель с верхним длиннодневным листом отщеплен до узла нижнего листа.

Опыт с горчицей состоял из таких вариантов: 1) верхний лист на длинном дне, нижний — на коротком дне; 2) то же, стебель с верхним длиннодневным листом отщеплен ниже узла нижнего листа; 3) верхний лист на коротком дне, нижний — на длинном дне; 4) то же, стебель с верхним короткодневным листом отщеплен ниже узла нижнего листа.

Для предотвращения срачивания поверхностей среза и подержания отщепленных участков стебля с листом в разрезы вставляли слои пробки и обматывали эти места изоляционной лентой.

Как видно из рис. 41, у периллы во всех случаях отщепление участка стебля с короткодневным листом задерживает ускоряющее бутонизацию действие короткодневного листа; отщепление участка стебля с длиннодневным листом в той или иной мере снимает задерживающее действие длиннодневного листа. Видно, что при отщеплении стебля с верхним короткодневным листом периллы до верхнего узла (вариант 2) и нижнего листа (вариант 3) короткодневный лист сохраняет свое положение верхнего листа относительно длиннодневного, но, несмотря на это, задержка бутонизации побега достигает 4 или 20 дней по сравнению с контролем (вариант 1). В вариантах 5 и 6 длиннодневный лист сохраняет свое положение верхнего листа относительно короткодневного, но тем не менее его задерживающее действие сравни-

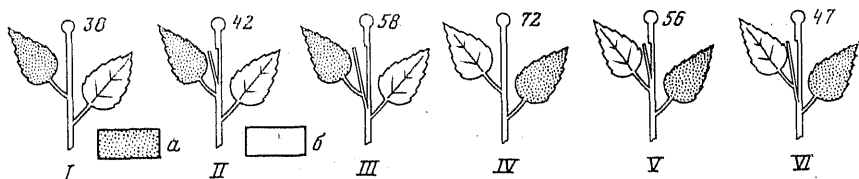


Рис. 41. Влияние отщепления участков стебля с короткодневным (а) или длиннодневным (б) листом на развитие побегов периллы

Цифры у стеблевой почки обозначают число дней от начала опыта до бутонизации: I—VI — варианты опыта (объяснение см. в тексте)

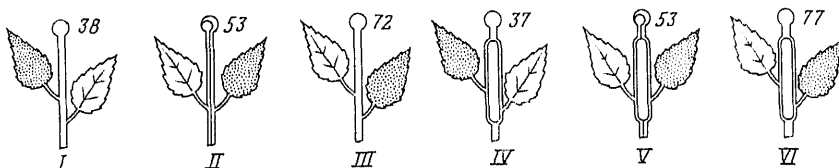


Рис. 42. Развитие побегов периллы при расщеплении главного стебля и разъединении длиннодневного и короткодневного листьев

Объяснение см. в тексте

тельно с контролем (вариант 4) резко падает, задержка уменьшается на 16 и 25 дней. У горчицы глубокое отщепление верхнего длиннодневного листа задерживает бутонизацию, тогда как отщепление верхнего короткодневного листа ускоряет ее.

Как показали эти опыты, в воздействии на стеблевую почку имеет значение не взаимное расположение длиннодневного и короткодневного листьев, а их относительная отдаленность от рецепторной почки, так как при условии сохранения взаимного расположения листьев степень их действия зависит от того, увеличивается ли их отдаленность от стеблевой почки в результате перерезывания ближайших путей или она остается неизменной.

Правильность этого вывода подтверждается опытом с расщеплением главного стебля периллы при очередном и супротивном расположении двух листьев. При расщеплении стебля производился его разрез на две половины сверху вниз, начиная с места, расположенного на 5 см ниже верхушечной почки, и до основания стебля, так что один лист оставался на одной половине стебля, другой — на второй половине. Опыт состоял из следующих вариантов: 1) верхний лист на коротком дне, нижний — на длинном дне ($\frac{K}{D}$); 4) то же и расщепление стебля ($\frac{K}{D}$); 2) правый лист на коротком дне, левый — на длинном дне ($\frac{D}{K}$); 5) то же и расщепление стебля ($\frac{D}{K}$); 3) верхний лист на длинном дне, нижний — на коротком дне ($\frac{D}{K}$); 6) то же и расщепление стебля ($\frac{D}{K}$).

Опыт ясно показывает (рис. 42), что при глубоком продольном расщеплении стебля при любом расположении длиннодневного и короткодневного листьев сохраняется тот же эффект, то же действие листьев, которое они оказывают и без операции. Этим самым полностью снимается представление о создании под влиянием листьев, находящихся в неблагоприятных условиях светового режима, какой-то непроходимой зоны — барьера, препятствующего передаче влияния листьев, находящихся в условиях оптимальных фотопериодов, к стеблевой почке.

Передача фотопериодического влияния от листьев к стеблевой почке представляет собой материальный процесс, при котором у листьев возникают определенные химические соединения, непосредственно передвигающиеся в ткани, окружающие стеблевую почку, и влияющие на обмен веществ, вызывая те или иные формативные изменения в ней.

ПЕРЕДВИЖЕНИЕ МЕЧЕНЫХ АССИМИЛЯТОВ ИЗ ЛИСТЬЕВ В СТЕБЛЕВЫЕ ПОБЕГИ ПРИ ИХ РАЗЛИЧНОМ РАСПОЛОЖЕНИИ НА РАСТЕНИИ И ПРИ КОЛЬЦЕВАНИИ СТЕБЛЯ

В наших ранних исследованиях [Чайлахян, 1938а, 1940б, 1946б, 1948в], проведенных с периллой красной, было показано, что вещества, необходимые для цветения, из листьев в стеблевые почки передвигаются как вверх, так и вниз по коре стебля, так как кольцевание задерживает их передвижение; при наличии на стебле двух супротивных листьев с пазушными побегами передвижение веществ, необходимых для цветения, идет лишь в том случае, когда собственный побег и противоположный лист удаляются; что, наконец, передвижение в стеблевую верхушку идет быстрее из листа, наиболее близко расположенного к верхушке.

Все эти выводы были сделаны на основании наблюдений за развитием побегов, наступающим при воздействии на листья коротким или длинным днем. Непосредственных наблюдений за передвижением веществ не производилось. Возможность проведения таких наблюдений появилась после разработки методов применения радиоактивных изотопов, поэтому в нашей совместной с Р. Г. Бутенко работе [Чайлахян, Бутенко, 1957] мы попытались выяснить характер передвижения и распределения меченых продуктов фотосинтеза из листьев, находящихся на длинном или коротком дне, к побегам, расположенным различным образом по отношению к этим листьям.

В течение вегетационных сезонов 1955 и 1956 гг. при участии Л. П. Хлопенковой и З. М. Яковлевой были поставлены опыты с растениями короткодневного вида — периллы красной по следующим схемам передвижения ассимилятов: 1) передвижение из верхних листьев в нижние побеги и из нижних листьев в верхние побеги с кольцеванием и без кольцевания стебля. 2) пере-

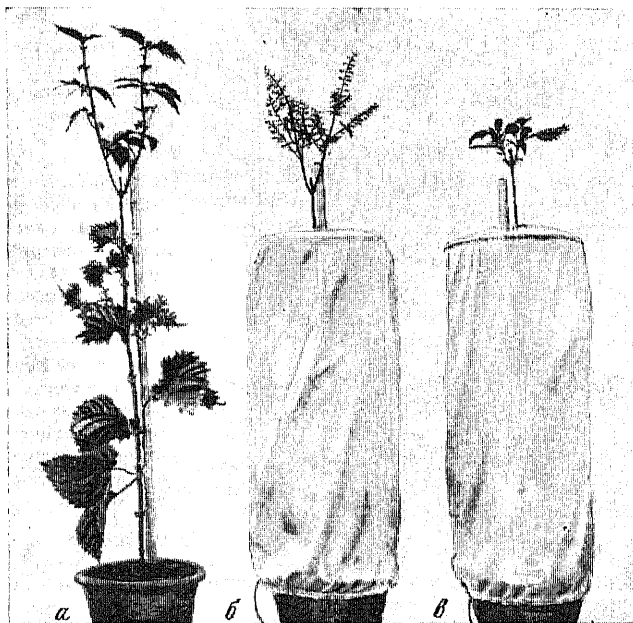


Рис. 43. Развитие верхних побегов периллы красной в зависимости от фотопериодического режима нижних листьев и кольцевания стебля (фото 23.VIII 1937 г.)

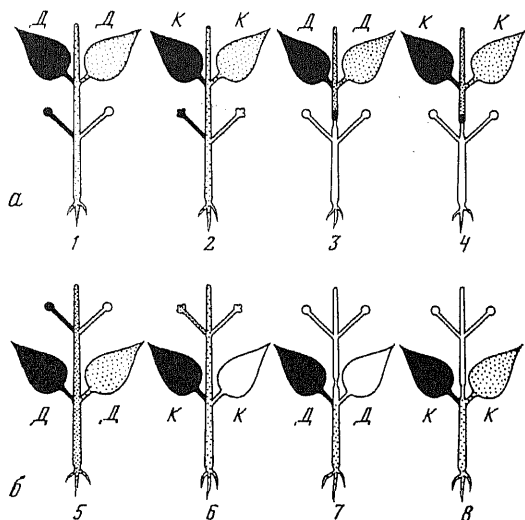
а — листья на длинном дне, побеги вегетируют; *б, в* — листья на коротком 10-часовом дне: *б* — стебель целый, побеги плодоносят, *в* — стебель кольцеванный, побеги вегетируют

движение из листьев в пазушные побеги, собственный и противоположный, 3) передвижение из различно отстоящих нижних листьев в верхушечные побеги. Часть листьев подвергали воздействию короткого 9-часового дня, другую часть оставляли на длинном дне. Такому дифференцированному фотопериодическому режиму листья подвергали в течение 14 дней — срок вполне достаточный для прохождения фотопериодической индукции у периллы.

По окончании этого срока в один из листьев растения вводили углекислоту с радиоактивным углеродом $^{14}\text{CO}_2$ (лист помещали в стеклянную герметическую камеру и атмосферу внутри камеры обогащали углекислотой с радиоактивным углеродом $^{14}\text{CO}_2$, за счет которой на свету проходил фотосинтез).

Экспозиция листьев в камерах с углекислотой продолжалась в течение 20 мин, затем через определенные промежутки времени после окончания экспозиции растения извлекали с корнем из вазонов и использовали для получения радиоавтографов.

Рассмотрение радиоавтографов, полученных в опытах, поставленных по различным схемам, дало возможность судить о передвижении ассимилятов как из длиннодневных, так и из коротко-



а — листья сверху, побеги внизу: листья на длинном (Д) и на коротком (К) дне, стебель цельный (1, 2), ассимиляты из листьев поступают в побеги; стебель кольцеванный (3, 4), ассимиляты в побеги не поступают; б — листья внизу, побеги сверху: стебель цельный (5, 6), ассимиляты из листьев поступают в побеги; стебель кольцеванный (7, 8), ассимиляты в побеги не поступают. Интенсивность черной окраски показывает относительное количество ассимилятов в органах растений через 24 ч после экспозиции с $^{14}\text{CO}_2$

Рис. 44. Передвижение ассимилятов из листьев в побеги с кольцеванием и без кольцевания стебля

дневных листьев в другие органы растения при их различном расположении относительно листьев. Уже через 1 ч после окончания 20-минутной экспозиции листьев в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ наблюдался заметный отток ассимилятов из листьев, который еще более усиливался через 6 ч. Однако наиболее полное распределение ассимилятов по разным органам растения наблюдалось через 24 и 48 ч.

Ранее в опыте с кольцеванием стебля периллы красной между листьями, индуцированными коротким днем, и побегами на длинном дне было показано, что кольцевание полностью задерживает передвижение гормонов к побегам и они остаются в вегетативном состоянии (рис. 43).

По аналогии с опытами, описанными в гл. III, был поставлен следующий опыт: на одном конце растения оставляли 2 супротивных листа, а на другом — 2 супротивных побега, расположенных на тех же сторонах четырехгранного стебля периллы. Состояние растений периллы в этом опыте показано на рис. 44.

Радиоавтографы показывают, что существенной разницы в скорости передвижения ассимилятов из листьев, находящихся на длинном или коротком дне, не наблюдается.

Независимо от фотопериодического режима листа и его расположения относительно побегов ассимиляты из листа передвигаются по одной стороне стебля и в первую очередь попадают и накапливаются в побеге, расположенном на той же стороне стебля, что и лист. Из верхнего листа ассимиляты проходят в корень и в супротивно расположенный лист; в побег же, расположенный на

Рис. 45. Развитие пазушного побега периллы красной в зависимости от фотопериодического режима супротивного листа (фото 21.IX 1946 г.)

Справа — лист на коротком 10-часовом дне, удален его пазушный побег; слева — лист удален; побег листа плодоносен

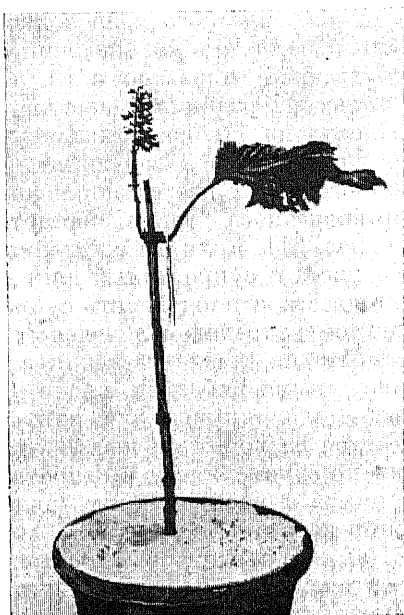
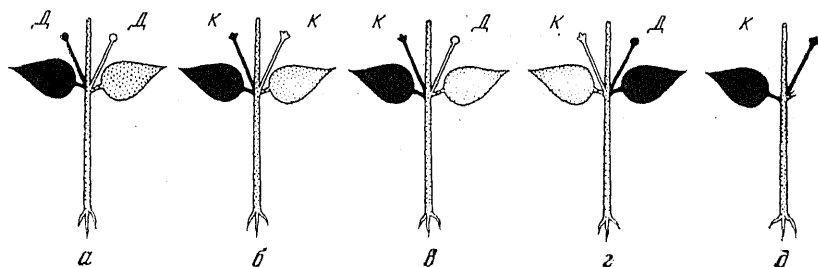


Рис. 46. Передвижение ассимилятов из супротивных листьев в пазушные побеги

а — г — ассимиляты из листьев поступают в собственный пазушный побег, стебель, корень и супротивный лист, д — ассимиляты поступают в пазушный побег супротивного листа



противоположной стороне стебля, ассимиляты не попадают. Из нижнего листа ассимиляты по стеблю также поступают только в корень и супротивный лист. Кольцевание стебля прерывает передвижение ассимилятов из листьев в побеги как сверху вниз, так и в обратном направлении.

При нисходящем токе ассимилятов из верхних листьев они в большом количестве накапливаются на участке стебля выше места кольцевания и поступают в супротивный лист. При передвижении ассимилятов из нижних листьев они попадают в супротивный лист и корень, но по стеблю вверх не поднимаются вовсе, так что участок стебля от места прикрепления листьев до места кольцевания не обнаруживает радиоактивного углерода.

Подобный характер передвижения и распределения ассимилятов полностью объясняет зацветание и плодоношение побегов пе-

риллы красной под влиянием короткодневных листьев независимо от их взаимного расположения по стеблю и отсутствие цветения побегов при кольцевании стебля.

Как было показано в гл. III, строгая локализация фотопериодической реакции у периллы красной наблюдается в том случае, если на стебле оставляют 2 супротивных листа на различной длине дня и 2 пазушных побега — пазушный побег короткодневного листа цветет и плодоносит, тогда как пазушный побег длиннодневного листа остается в вегетативном состоянии (см. рис. 21). Если же собственный пазушный побег короткодневного листа и супротивный длиннодневный лист удалены, то начинает цвести и плодоносить супротивный побег (рис. 45). Для выяснения распределения меченых ассимилятов при такой постановке опыта на стебле растения оставляли по 2 супротивных листа с пазушными побегами, причем или оба листа находились на коротком или длинном дне, или один лист находился на длинном, а другой на коротком дне. В одном варианте на растениях оставляли по одному листу и супротивно расположенному побегу. Схема опыта и распределение меченых ассимилятов по органам растения показаны на рис. 46.

Как и в первом опыте, отток ассимилятов и их распределение по органам растения происходят одинаково как из листьев короткодневных, так и длиннодневных. Ассимиляты из листа прежде всего поступают в собственный пазушный побег, затем в стебель, корень и супротивный лист и совершенно не поступают в пазушный побег супротивного листа.

Однако при удалении собственного пазушного побега и супротивного листа, когда на растении остаются только один лист и супротивный побег, ассимиляты из листа легко попадают не только в стебель и корень, но и в этот супротивный побег.

Полученные данные о передвижении ассимилятов из супротивных листьев в пазушные побеги дают объяснение случаям зацветания или не зацветания побегов в зависимости от их расположения по отношению к листьям, находящимся на различной длине дня.

Выше было показано, что развитие верхушечных побегов периллы красной зависит от взаимного расположения на стебле короткодневного и длиннодневного листьев. В следующем опыте выяснялось распределение ассимилятов при такой схеме — на растениях оставляли верхушечный побег и 2 листа на главном стебле. В различных вариантах взаимное расположение короткодневного и длиннодневного листьев менялось, причем у одних растений $^{14}\text{CO}_2$ вводили в короткодневный, а у других растений — в длиннодневный листья. Схема опыта и характер распределения ассимилятов показаны на рис. 47.

Отток ассимилятов из листьев происходил во всех случаях по стеблю в верхушечную почку, корень и иногда в другой лист. Поступление ассимилятов в верхушечную почку наиболее быстро происходило из верхнего и ближе расположенного листа и мед-

а — в — углекислота $^{14}\text{CO}_2$ вводится в короткодневный лист; г — е — углекислота $^{14}\text{CO}_2$ вводится в длиннодневный лист; б — д — ассимиляты из листьев поступают в верхушечные побеги в большом количестве, а, е — в малом количестве. Цифры указывают число дней от начала опыта до цветения побегов

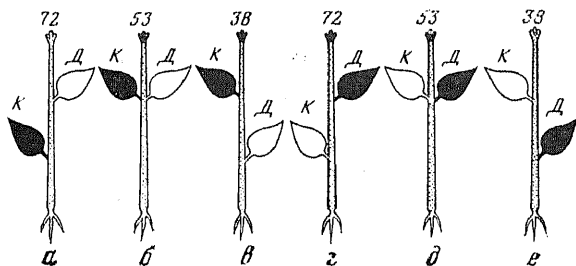


Рис. 47. Передвижение ассимилятов из различно удаленных листьев в верхушечные побеги

леннее из нижнего и дальше отстоящего листа; из супротивных листьев передвиженные ассимиляты в верхушечный побег происходило с одинаковой скоростью. Поступление ассимилятов из одного листа в другой лист происходило в тех случаях, когда $^{14}\text{CO}_2$ вводили в верхний или супротивный лист, и не происходило из нижнего листа в верхний. Фотопериодический режим листьев не оказывал заметного влияния на передвижение и распределение ассимилятов, так как они были одинаковыми при введении $^{14}\text{CO}_2$ как в короткодневный, так и длиннодневный лист.

Приведенные данные показывают, что различные сроки зацветания верхушечных побегов в зависимости от взаимного расположения короткодневного и длиннодневного листьев связаны с относительной скоростью передвижения ассимилятов из листьев, находящихся на различном расстоянии от центрального побега.

Все изложенное свидетельствует о полном совпадении ранее полученных данных о зацветании побегов периллы красной или их вегетативном росте с данными настоящих опытов о передвижении меченых ассимилятов по различным органам растений.

Цветение и плодоношение верхних побегов под влиянием нижних короткодневных листьев и отсутствие цветения при кольцевании стебля полностью совпадают с характером передвижения ассимилятов из листьев в побеги на цельном стебле и при его кольцевании.

Ярко выявленная локализация фотопериодической реакции, выражающаяся в цветении пазушного побега короткодневного листа и в вегетативном росте пазушного побега длиннодневного листа, а также нарушение этой локализации совпадают с характером передвижения ассимилятов из супротивных листьев в пазушные побеги.

Наконец, зависимость сроков цветения и плодоношения верхушечных побегов от того или иного взаимного расположения длиннодневного и короткодневного листьев полностью совпадает со скоростью передвижения ассимилятов из этих листьев.

ПРИРОДА ЗАДЕРЖИВАЮЩЕГО ЦВЕТЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ ЛИСТЬЕВ

Относительно природы веществ, вырабатываемых листом [Чайлахян, 1937], находящимся в условиях оптимальных фотопериодов, нами выше были представлены многочисленные данные, указывающие на то, что это гормоны цветения, передвигающиеся из листьев в стеблевые почки и вызывающие здесь такие изменения в обмене веществ, в результате которых начинается закладка цветочных зачатков.

Относительно природы веществ, вырабатываемых листом, находящимся в условиях неблагоприятных фотопериодов, казалось возможным предположить, что это специальные тормозящие цветение вещества, и такого рода предположения, действительно, делались [Melchers, Lang, 1941]. В то же время анализ явления фотопериодической индукции привел нас к выводу, что явление тормозящего цветение действия листьев, находящихся в условиях неблагоприятных фотопериодов, образованием таких специфических веществ объяснить нельзя.

В связи с выявлением тех закономерностей, которые действуют при одновременном влиянии длиннодневных и короткодневных листьев на верхушечную стеблевую почку, нами были поставлены специальные опыты с периллой красной с целью выяснения влияния света различной интенсивности на длиннодневные листья, вызывающие задержку цветения, и связи образования в них ингибиторных веществ с процессом фотосинтеза. Были взяты растения, выращенные на длинном дне, и на каждом растении оставлено по 2 супротивно сидящих листа на пятом снизу узле и верхушечной стеблевой почке [Чайлахян, 1947б]. Схема опыта была следующей: 1) контроль — правый и левый листья на коротком дне; 2) правый лист на коротком дне, левый — на длинном дне; 3) то же, левый лист под футляром из одного слоя папиросной бумаги; 4) то же, левый лист под футляром из одного слоя писчей бумаги; 5) то же, левый лист под футляром из двух слоев писчей бумаги; 6) правый лист на коротком дне, левый — срезан.

Опыт показывает (рис. 48), что по мере снижения интенсивности света тормозящее действие длиннодневного листа закономерно падало: уже покрытие листа одним слоем папиросной бумаги уменьшило его тормозящее действие с 15 до 5 дней, а покрытие футляром из двух слоев писчей бумаги свело тормозящее действие к нулю, т. е. дало тот же эффект, как и в случаях, если этот лист удалялся или если на растении оба листа находились на коротком дне. Совершенно очевидно, что задерживающее цветение действие длиннодневного листа связано с веществами, образование которых находится в прямой зависимости от фотосинтеза. Результаты этого опыта дали основание к постановке опытов, в которых задерживающее действие длинноднев-

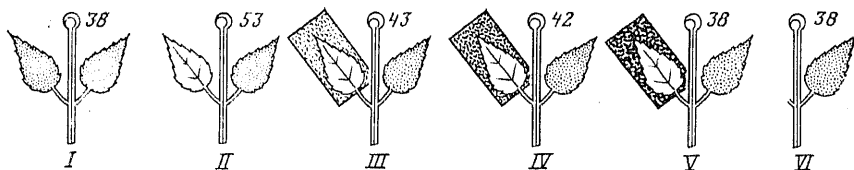


Рис. 48. Влияние интенсивности света на задерживающее цветение действие длиннодневных листьев периллы

Цифры у стеблевой почки обозначают число дней от начала опыта до бутонизации побега

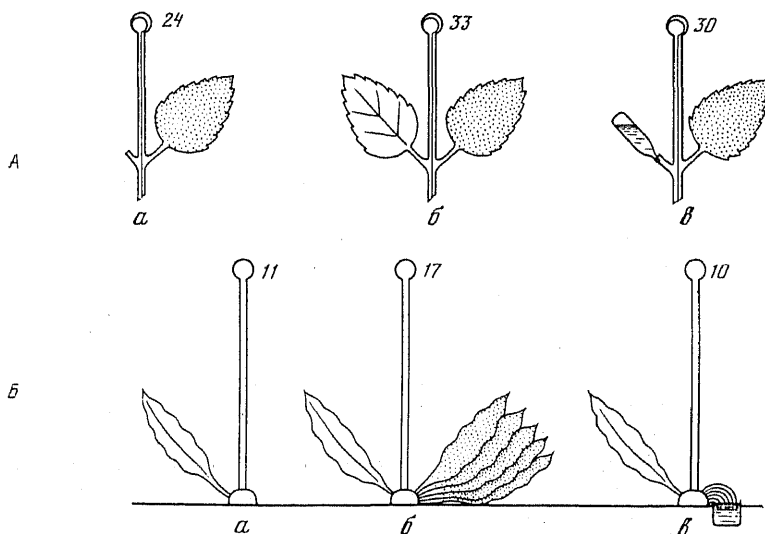


Рис. 49. Влияние сахаров на рост и цветение растений

А — перилла: *а* — один лист на коротком дне; *б* — один лист на коротком дне и один лист на длинном дне; *в* — лист на длинном дне срезан и в основание черешка введена трубочка с капиллярно оттянутым концом, наполненная раствором сахарозы. **Б** — рудбекия: *а* — один лист на длинном дне; *б* — один лист на длинном дне, пять листьев на коротком дне; *в* — листья на коротком дне срезаны, черешки погружены в чашечку с раствором сахарозы.

Цифры обозначают число дней от начала опыта до бутонизации у периллы и до стрелкования у рудбекии

ного листа у периллы и короткодневных листьев у рудбекии заменялось действием сахаров, вводимых извне.

Опыт с растениями периллы красной был поставлен таким образом, что листовые пластинки, соответствующие в контроле длиннодневным листьям, срезали и их черешки погружали в 3%-ный раствор сахарозы. Спустя 2 нед черешки начали подсыхать и опадать. По опадении черешка в листовую след вставлялась стеклянная трубочка с капиллярно оттянутым концом, содержащим также 3%-й раствор сахарозы. Опыт состоял из

следующих вариантов: 1) контроль — один лист на коротком 8-часовом дне; 2) правый лист на коротком дне, левый — на длинном дне; 3) правый лист на коротком дне, раствор сахарозы через черешок и листовой след левого листа; 4) нижний лист на коротком дне, верхний — на длинном дне; 5) нижний лист на коротком дне, раствор сахарозы через черешок и листовой след верхнего листа.

У рудбекии было оставлено по 1 левому листу с одной стороны и по 5 правых листьев с другой, остальные листья были тщательно удалены. Левый лист у каждого растения был оставлен на длинном дне, правые листья подвергали действию короткого 8-часового дня или же срезали и их черешки погружали в 3%-й раствор сахарозы. Опыт состоял из следующих вариантов: 1) контроль — один лист на длинном дне; 2) левый лист на длинном дне, правые 5 листьев на коротком 8-часовом дне; 3) левый лист на длинном дне, раствор сахарозы через черешки 5 правых листьев.

Результаты опытов (рис. 49, А) ясно показывают, что тормозящее цветение действие длиннодневного листа периллы почти полностью заменяется сахарозой, вводимой в растение через черешок и листовой след. При супротивном расположении листьев задерживающее действие сахарозы слабее задерживающего действия длиннодневного листа на 3 дня по бутонизации и на 4 дня по цветению, при очередном расположении листьев — всего лишь на 2 дня по бутонизации и на 2 дня по цветению.

У рудбекии (рис. 49, Б) тот же раствор сахарозы, вводимый через черешки 5 листьев, никакого действия, задерживающего развитие побега, не оказал. Хотя задерживающее действие 5 короткодневных листьев у растений этого варианта проявилось не одинаково четко, однако непреложным остается факт, что при наличии на растении только одного длиннодневного листа и введении сахарозы через 5 черешков стрелкование и бутонизация побега проходили без задержки и с небольшим ускорением — стрелки росли быстрее и бутонизация наступила на 2 дня раньше. Иначе говоря, у рудбекии введение сахарозы не оказало задерживающего действия и даже привело к небольшому ускорению в развитии побега.

ИНГИБИЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ В МЕЖВИДОВЫХ ПРИВИВКАХ

Одним из наиболее убедительных и прямых доказательств существования гормона цветения является способность вызывать цветение у неиндуцированного привоя под влиянием индуцированного подвоя. Особенно важной здесь была способность вызывать цветение в межвидовых прививках. В 1975 г. совместно с А. Г. Лангом мы проводили опыты по межвидовым прививкам с целью получения прямых доказательств наличия ингибирующих цветение и способных к передвижению веществ. В этих опытах

использованы прививки тех же растений, на которых было убедительно показано существование и передвижение индуцирующих цветение веществ. Исследования проводили с нейтральным табаком сорта Трапезонд, короткодневным табаком сорта Мерилендский Мамонт и с длиннодневным табаком Сильвестрис. Ранее образование цветков у табака Мамонт на длинном дне было получено в прививке с табаком Трапезонд, другими фотопериодически нейтральными табаками и с длиннодневным табаком Сильвестрис [Чайлахян и др., 1976]. Образование цветков у растений табака Сильвестрис на коротком дне было получено в прививках с растениями табака Трапезонд, другим фотопериодически нейтральным табаком и с короткодневным табаком Мамонтом [Zeevaart, 1958].

В наших опытах в качестве подвоя использовали растения табака Трапезонд. Все листья удаляли и растения декапитировали в молодой, но еще растущей части стебля. Привой Мамонт и Сильвестрис прививали в вертикальный срез в самую верхнюю часть стебля или в других случаях сбоку в стебель. Одн., а в ряде случаев два побега из боковых почек подвоя оставляли расти как «индикаторные побеги» для реакции цветения. Другие почки удаляли вместе с листьями [Lang et al., 1977].

Здесь представлены результаты только одного эксперимента, в котором индикаторный побег был расположен над местом прививки и который начал расти только после приживания прививки.

В контрольной прививке растений табака Трапезонд на Трапезонд индикаторные побеги бутонизировали одновременно в условиях короткого и длинного дня, но в условиях длинного дня число узлов на индикаторном побеге, образованных до первого цветка, было меньше, чем в условиях короткого дня. Прививки растений табака Мамонт и табака Сильвестрис на растения табака Трапезонд сравнивали с прививками Трапезонд/Трапезонд.

Если прививки табака Мамонт на табак Трапезонд держали на коротком дне, цветение табака Трапезонд ускорялось (рис. 50). Если же прививки держали на длинном дне, где табак Мамонт оставался вегетативным, цветение индикаторного побега Трапезонда несколько задерживалось.

В прививках растений табака Сильвестрис на табак Трапезонд на длинном дне индикаторный побег образовал бутоны быстрее и после меньшего числа узлов, чем в контрольной прививке Трапезонд/Трапезонд на длинном дне. Напротив, в аналогичной прививке, но находившейся на коротком дне, индикаторный побег оставался вегетативным и рос очень медленно до конца опыта, длившегося 90—94 дня (рис. 51).

Эти результаты дают основания предполагать, что отсутствие цветения и вегетативный габитус растений табака Трапезонд определяется ингибирующими цветение и рост веществами, образующимися в условиях короткого дня в листьях Сильвестриса. Эти результаты подтверждают вывод Ланга и Мельхера [Lang,

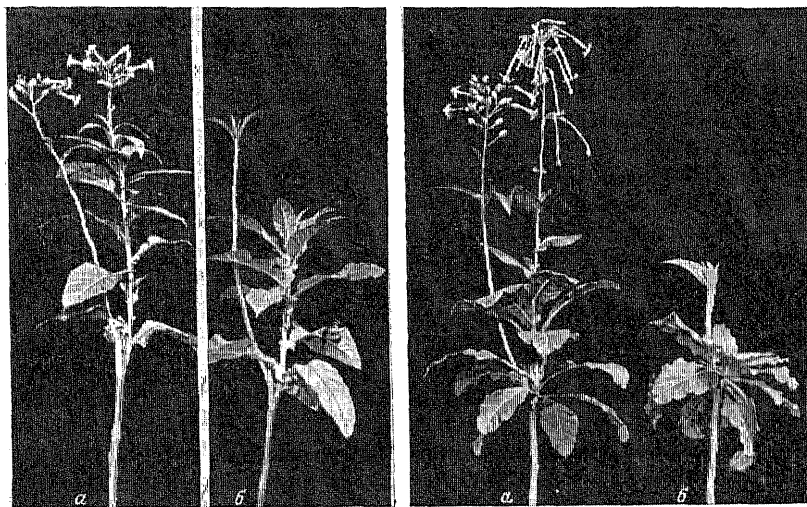


Рис. 50. Влияние привитого короткодневного табака Мамонт на цветение нейтрального табака Трапезонд

а — прививка на коротком дне — цветение подвоя и привоя; *б* — прививка на длинном дне — бутонизация подвоя Трапезонд и вегетативный рост привоя Мамонт

Рис. 51. Влияние привитого длиннодневного табака Сильвестрис на цветение нейтрального табака Трапезонд

а — прививки на длинном дне — цветение подвоя и привоя; *б* — прививки на коротком дне — задержанный вегетативный рост подвоя Трапезонд и розетки привоя Сильвестрис

Melchers, 1943], что короткий день обладает ингибирующим цветение действием в фотопериодической реакции длиннодневных растений. Таким образом, у табака Сильвестрис существуют два типа веществ, способных передвигаться и участвующих в регуляции цветения: флориген и ингибирующие цветение и рост вещества, содержание которых регулируется различными фотопериодическими условиями.

В прививках вегетативных растений табака Мамонт на табак Трапезонд была небольшая задержка в цветении табака Трапезонд по сравнению с контрольной прививкой Трапезонд/Трапезонд. Следовательно, короткодневные растения табака Мамонт в условиях неиндуктивного фотопериода содержат намного меньше по количеству и эффективности ингибирующих веществ, чем табак Сильвестрис, находящийся на коротком дне.

Эти исследования продолжались в Мичиганском университете [Lang, Scarbro, 1977]. Здесь для прививок были взяты нейтральный табак Трапезонд, короткодневный табак Мамонт, длиннодневный табак Сильвестрис и однолетняя белена (*Hyoscyamus niger*). В прививках табаков Мамонт и Трапезонд, если растения находились на длинном дне, число узлов до цветения на индика-

торном побеге табака Трапезонд было таким же, как у индикаторного побега в контрольной прививке Трапезонд/Трапезонд. Напротив, в прививках с табаком Сильвестрис и белой в условиях короткого дня индикаторные побеги табака Трапезонд оставались вегетативными. При этом заметно изменился характер роста индикаторного побега, приближаясь к розеточному типу роста. В опытах Чепмена и Ланга [Chapman, Lang, 1977] облиственные привои длиннодневного табака Сильвестрис оказали сильное задерживающее действие на цветение подвоев короткодневного табака Мамонт в условиях короткого дня. В связи с этим возник вопрос, каково будет влияние облиственных подвоев короткодневного табака Мамонт на цветение привоев длиннодневного табака Сильвестрис в условиях длинного дня.

Для решения этого вопроса были сделаны 3 группы прививок: в одной группе у привоев табака Сильвестрис оставляли только 1 лист, в другой — 2 листа, а в третьей — 3 листа. У подвоев табака Мамонт в каждой группе прививок оставляли 3, 6 и 9 листьев.

Число привитых растений в каждом варианте было в начале опыта 10, к концу опыта 7 [Чайлахян и др., 1979].

В первой группе роста стеблей привоев не было до конца опыта независимо от числа листьев у подвоев табака Мамонта. Во второй группе прививок рост стебля привоев наблюдался только в варианте, где у подвоев Мамонта было 3 листа. Бутонизации и цветения ни в одном варианте первой и второй групп прививок не было.

В третьей группе наблюдались резкие различия в развитии привоев в зависимости от числа листьев на подвоях. В том случае, если у подвоя Мамонта было 3 листа, интенсивный рост стеблей привоев начался через 1 мес, бутонизация через 2 мес и цветение через 2,5 мес после прививки. В варианте, где у подвоев Мамонта было оставлено 6 листьев, медленный рост стеблей привоев начался через 2 мес после прививки, но бутонизации не было. Если на подвоях табака Мамонт было оставлено 9 листьев, роста стеблей привоев не было, до конца опыта они оставались в форме розетки.

На рис. 52, где представлено состояние растений к концу опыта, видно, что при наличии на привоях табака Сильвестрис 3 листьев развитие привоев задерживается в разной степени в зависимости от числа листьев на подвоях табака Мамонт. При наличии 3 листьев задержка в цветении не заметна, но она сильно проявляется при наличии 6 и особенно 9 листьев.

Результаты опыта ясно показывают, что листья растений короткодневного табака Мамонт на длинном дне обладают ярко выраженным ингибирующим цветение действием на растения длиннодневного табака Сильвестрис. При этом выявлена закономерность, заключающаяся в том, что чем больше листьев на подвоях табака Мамонт, тем сильнее задержка цветения привоев табака Сильвестрис.

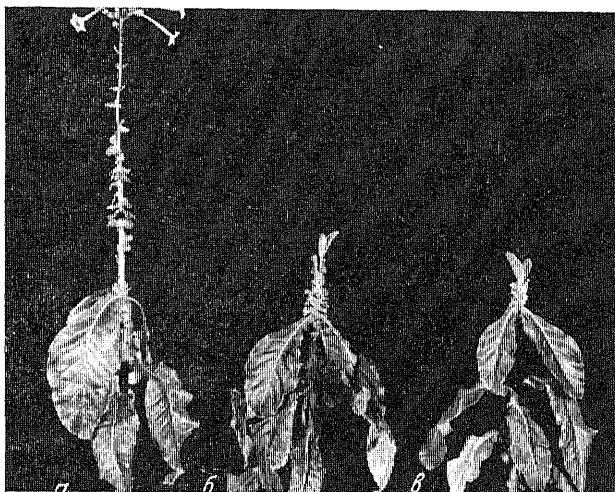


Рис. 52. Ингибирование цветения привоев длиннодневного табака Сильвестрис при их прививке на облиственные подвой короткодневного табака Мамонт в условиях длинного дня (фото 29.II 1978 г.)

На всех привоях табака Сильвестрис по 3 листа, на подвоях табака Мамонт: а — 3, б — 6, в — 9 листьев

Сопоставление этих наших данных с данными Чэпмена и Ланга свидетельствует о том, что во взаимных прививках растений длиннодневного табака Сильвестрис и короткодневного табака Мамонт имеется общая закономерность: в листьях растений этих видов на неблагоприятной длине дня образуются вещества, которые передвигаются через место прививки и ингибируют цветение другого компонента прививки. В условиях короткого дня вещества, образующиеся в листьях табака Сильвестрис, ингибируют цветение побегов табака Мамонт; в условиях длинного дня вещества, образующиеся в листьях табака Мамонт, ингибируют цветение побегов табака Сильвестрис.

Эта картина взаимодействия при взаимных прививках между длиннодневным табаком Сильвестрис и короткодневным табаком Мамонт в отношении ингибирования полностью совпадает с тем, что было показано ранее в отношении индукции и стимуляции цветения. В условиях длинного дня вещества, образующиеся в листьях табака Сильвестрис, вызывают цветение побегов табака Мамонт; в условиях короткого дня вещества, образующиеся в листьях табака Мамонт, вызывают цветение побегов табака Сильвестрис.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подобно тому как при фотопериодической реакции в листьях растений образуются гормональные факторы цветения, в условиях неблагоприятных фотопериодов в листьях образуются ингибирующие цветение факторы.

Фотопериодическая реакция растений, у которых отдельные листья или их различные части находятся в условиях длинных и коротких фотопериодов, представляет собой суммарный эффект противоположного действия этих листьев. Выяснение характера влияния этих листьев на верхушечную стеблевую почку показало, что как в короткодневном, так и в длиннодневном листьях продуцируются вещества, притекающие к верхушечной почке стебля; количество веществ, скорость их поступления в клетки верхушечной почки, преобладание одних над другими и определяют тот или иной ход развития почки.

Это хорошо показано в опытах с мечеными ассимилятами. На основании этих данных можно сделать вывод, что вещества высокой физиологической активности — компоненты флоригена, необходимые для цветения растений и входящие в состав ассимилятов листьев, вырабатываемых на благоприятном фотопериоде, передвигаются теми же путями и подчиняются тем же законам передвижения, что и другие органические вещества, в частности ассимиляты листьев, вырабатываемые на неблагоприятном дне.

Вещества, ингибирующие цветение, проявляют свое действие не только в пределах целого растения одного вида, но и в прививочных растениях с тем существенным отличием, что в целых растениях ингибирующие вещества образуются в собственных листьях на неблагоприятной длине дня, а в прививочных растениях наблюдается ингибция, идущая из листьев растений других видов и сортов, находящихся в неиндуктивных условиях.

Ингибция цветения не обязательно должна вызываться веществами со специальной функцией торможения цветения. Задерживающее действие длиннодневных листьев у растений короткого дня может быть связано с действием ассимилятов, избыточно продуцируемых в этих листьях и перетекающих в стеблевые почки. У длиннодневных растений задержка цветения, вероятно, вызывается веществами другой природы, чем у короткодневных видов, возможно, азотсодержащими соединениями.

ТРОФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ЦВЕТЕНИЯ

Трофические факторы цветения, или факторы питания, несомненно, играют важную роль в процессах цветения растений. Это относится в первую очередь к продуктам фотосинтеза и корневого питания, а именно к углеводам и азотсодержащим соединениям. Вместе с тем мы уже убедились, что решающая роль в инициации цветения принадлежит специфическим гормональным соединениям. Если иметь в виду, что гормоны цветения являются вторичными продуктами обмена веществ и их синтез в значительной мере зависит от общей направленности метаболизма, то совершенно необходимым представляется анализ тех закономерных связей, в которых проявляется влияние трофических факторов на цветение растений.

Рассматривая значение трофических факторов в регуляции перехода растений от вегетативного роста к цветению, необходимо сразу же подчеркнуть следующее. В растительном организме существует свободное сочетание процессов роста и развития, причем трофические факторы оказывают очень существенное влияние именно на ростовые процессы. На цветение же короткодневных и длиннодневных растений значительно более сильное и определенное влияние оказывает фотопериодическое воздействие по сравнению с действием других факторов, в частности с минеральным питанием в целом.

Различные сочетания процессов вегетативного роста и репродуктивного развития неоднократно наблюдались в природе на различных растениях, но особенно ярко они проявляются при изучении фотопериодизма растений. Еще более четкие результаты, указывающие на свободное сочетание процессов роста и развития растений, были получены в опытах, где влияние длины дня сочеталось с влиянием минерального питания [Чайлахян, Луковников, 1941].

Так, например, растения овса, находящиеся в условиях короткого дня и на богатом питательном субстрате, не дали стеблей и достигли размера больших кустов, тогда как в условиях длинного дня и без минерального питания почти не кустившиеся мелкие растения быстро образовали метелки. Наоборот, растения проса достигли мощного вегетативного развития и не цвели в условиях длинного дня и на богатом питательном субстрате,

Рис. 53. Соотношение процессов вегетативного роста и генеративного развития у овса в условиях различной длины дня

а — крупные растения на полной питательной смеси в условиях короткого дня вегетируют; *б* — мелкие растения без питательной смеси в условиях длинного дня образуют недоразвитые метелки

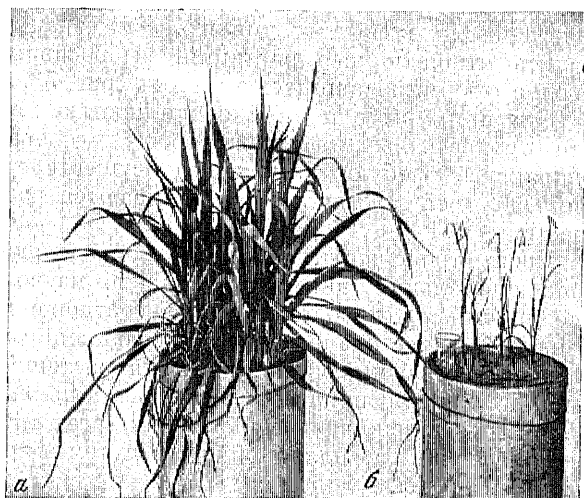


Рис. 54. Соотношение процессов вегетативного роста и генеративного развития у проса в условиях различной длины дня

а — крупные растения на полной питательной смеси в условиях длинного дня вегетируют; *б* — растения без питательной смеси в условиях короткого дня образуют миниатюрные метелки



а в условиях короткого дня и без минерального питания образовались миниатюрные растения, выбросившие еле заметные, но вполне сформировавшиеся метелки (рис. 53, 54).

Эти примеры с полной очевидностью свидетельствуют о том, что процессы вегетативного роста и генеративного развития не одинаковы, требуют для своего осуществления различных условий внешней среды и обуславливаются различным обменом веществ.

Среди трофических факторов, определяющих цветение растений, наибольшее внимание уделено изучению азотсодержащих соединений и углеводов, а также соотношению между ними. Особенно большое значение этим соединениям и их соотношению придавал в своей теории цветения растений Клебс. В своих исследованиях он показал, как можно изменять темпы развития растений, задерживая их на стадии вегетативного роста или ускоряя цветение и плодоношение путем варьирования факторов внешней среды.

Вместе с тем между непосредственным воздействием условий среды и внешне видимыми формативными изменениями лежат внутренние скрытые физиологические процессы, протекающие в тканях и клетках растений и определяющие морфогенез растений. От Клебса не ускользнуло это промежуточное звено во взаимодействии среды и растительного организма и он пришел к выводу, что внутренним условием, определяющим зацветание растений, является соотношение в их тканях углеводов и азотных соединений [Klebs, 1918].

Связь между внешними и внутренними факторами цветения рассматривалась в целом таким образом: условия, способствующие фотосинтезу растений и накоплению ассимилятов — углеводов в определенном соотношении с азотным питанием, являются вместе с тем и условиями, способствующими цветению и плодоношению растений.

С течением времени, однако, появились многочисленные факты, не укладывающиеся в рамки этой теории.

Не укладывались в рамки этой теории и результаты исследований по влиянию азотных удобрений на переход к цветению растений разных фотопериодических групп, проведенных как нами [Чайлахян, 1942б; 1945а, б; 1947б], так и другими авторами.

ДЕЙСТВИЕ АЗОТНЫХ УДОБРЕНИЙ НА ЦВЕТЕНИЕ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ ГРУПП

В наших опытах с различными культурами растения ставились в условия избыточного (2 нормы) и недостаточного ($\frac{1}{4}$ нормы) азотного питания и проводились наблюдения за ростом и наступлением цветения растений.

При этом была получена различная реакция развития у разных культур, например у горчицы и периллы (рис. 55, 56). Так,

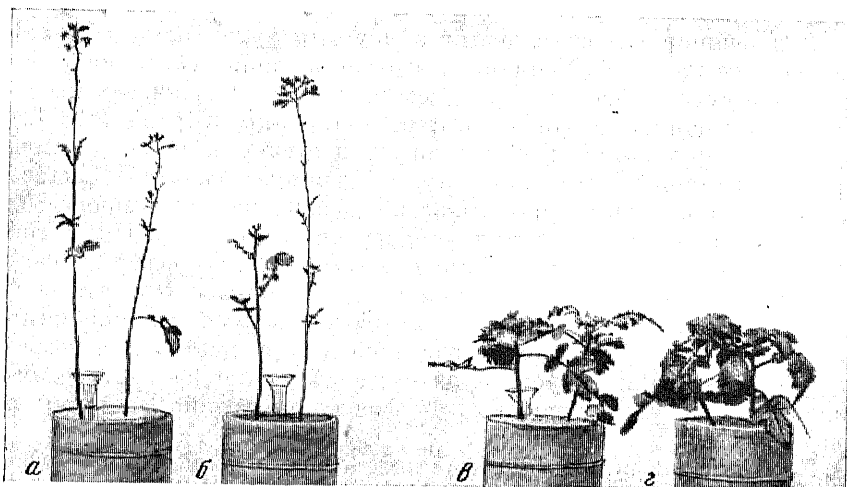


Рис. 55. Влияние азотного питания на рост и развитие горчицы

Растения в условиях длинного дня на полной питательной смеси, кроме азота, которого дано в сосудах *а, б* — $\frac{1}{4}$ нормы, в сосудах *в, г* — 2 нормы

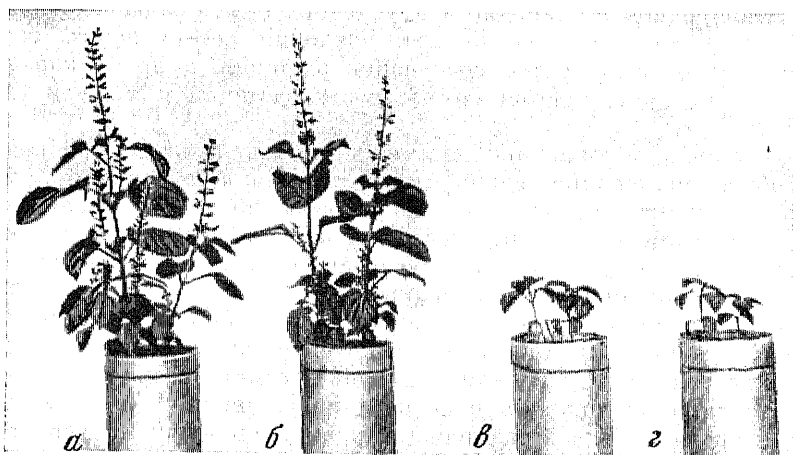


Рис. 56. Влияние азотного питания на рост и развитие периллы (фото 23.VII 1941 г.)

Растения в условиях короткого дня на полной питательной смеси, кроме азота, которого дано в сосудах *а, б* — 2 нормы, *в, г* — $\frac{1}{4}$ нормы

растения горчицы в условиях длинного дня развивались заметно быстрее при недостатке азота в питательном растворе. Растения же периллы на коротком дне вели себя противоположным образом и быстрее перешли к цветению и образованию семян в условиях избыточного азотного питания.

Дальнейшие опыты с этими и другими культурами выявили следующую картину. Усиленное азотное питание, увеличивая накопление сухой массы и рост всех растений, задерживает цветение и плодоношение одних растений — горчицы (*Sinapis alba* L.) и овса (*Avena sativa* L.), усиливает цветение и плодоношение других растений — периллы, проса, люпина, салата (*Lactuca sativa* L.) и не влияет на скорость прохождения этих процессов у третьих растений — гречихи (*Fagopyrum aesculentum* Hill.), сои (*Glicine Soja* L.), конопли (*Cannabis sativa* L.). Отсюда вытекает вывод: вопреки установившемуся представлению о том, что обогащение питательного субстрата азотсодержащими соединениями задерживает вступление всех растений в фазу цветения и созревания, в отношении целого ряда растений усиленное азотное питание следует рассматривать как фактор ускорения цветения и плодоношения.

Проблема повышения урожайности сельскохозяйственных растений связана с двумя кардинальными моментами в жизни растений: 1) усилением общего роста растений, увеличением массы ассимилирующих листьев, работой которых определяется урожай, 2) ускорением плодоношения и созревания растений в ограниченных рамках вегетационного периода.

В природной обстановке и в условиях опыта зачастую можно наблюдать примеры, когда при усилении вегетативного роста значительно замедляется созревание растений, а при ускорении созревания уменьшаются темпы роста растений и урожай снижается.

В теории и практике применения минеральных удобрений подобное положение вещей существовало в отношении азотных удобрений: азотные удобрения, особенно при избытке азота, рассматривали как фактор усиления роста и увеличения урожая растений и вместе с тем как условие, значительно задерживающее их плодоношение и созревание.

В изложенных здесь опытах было показано, что для целого ряда растений усиленное азотное питание, следовательно, и применение азотных удобрений следует рассматривать как фактор ускорения плодоношения и созревания растений. При этом другая сторона действия азотсодержащих соединений на усиление вегетативного роста и накопления сухой массы сохранялась в полной мере. Таким образом, для целого ряда растений наметилось решение оптимального сочетания двух основных процессов, определяющих урожай растений, — ускорения созревания и усиления роста и накопления сухой массы растений.

Полученные данные ясно показывают, что одни растения (овес и горчица) подчиняются ранее установленному в теории и практике земледелия правилу, затягивая свое развитие при усилении азотного питания; другие (люпин и просо) опровергают это правило, ускоряя цветение и общие темпы развития как раз при усилении азотного питания. Наконец, третьи (соя, конопля) не реагируют на изменение азотного питания, завершая

переход к цветению и плодоношению в одни и те же сроки [Чайлахян, 1944].

Опыты, проведенные в Армении, выявили такую же группировку изученных видов по реакции цветения на азотное питание, какая наблюдалась нами ранее на других видах в Москве: 1) пшеница, люцерна и клевер зацветают раньше при недостатке азота, т. е. ведут себя так же, как ранее исследованные овес и горчица; 2) кукуруза, подсолнечник, табак и различные сорта хлопчатника зацветают скорее при нормальном снабжении азотом или его избытке, т. е. так же, как и уже испытанные нами перилла, просо, салат и крупноцветная хризантема, 3) фасоль зацветает одновременно при различных условиях азотного питания, как уже проверенные нами гречиха, соя и конопля.

Таким образом, при наличии общей, свойственной всем растительным видам реакции на азотное питание в отношении роста — увеличении объема и массы тела, а также конечного урожая плодов и семян имеется различная реакция в отношении репродуктивного развития у различных видов растений. Если подойти с этой точки зрения к имеющимся в литературе данным других исследователей, то в них можно найти подтверждение этой закономерности [Чайлахян, 1945а].

Охтер и Гарлей [Auchtor, Harley, 1924] установили, что соя Билокси на смеси, богатой азотом, и на песке, бедном азотистыми веществами, зацвела одновременно, а перец, салат и редис при низком содержании азота в субстрате с цветением задержались. В опыте Найтингейла (Nightingale, 1927) *Salvia splendens*, обычно цветущая только в условиях коротких фотопериодов, зацвела на длинном дне при ограничении азотного питания, а в опытах И. Н. Бородиной [1931] с водными культурами монгольского ячменя и проса Саратовского исключение азота из питательной смеси ускоряло колошение ячменя и несколько задерживало появление метелок у проса, что для проса подтвердил в дальнейшем В. И. Разумов. Шапелле [Schapelle, 1936] обнаружил, что добавление питратного раствора в вазоны с почвой привело к задержке цветения шпината и редиса, что впоследствии в отношении другого сорта шпината подтвердили опыты Нотта [Knott, 1934]. В исследовании Робертса и Штрукмейер [Roberts, Struckmeier, 1938] приводится опыт, показывающий, что при одной и той же длине дня растения бархатца зацвели на почве и не зацвели на песке, а кларкия, салат и герань раньше зацвели на песке. Наконец, в наиболее обстоятельной работе Дэнффера [Denffer, 1940] с водными культурами выяснилось, что на смеси без азота цветение твердой пшеницы, четырехрядного ячменя и ибериса горького ускорялось, тогда как цветение мюгара, хризантемы и *Kalanchoe blossfeldiana* задерживалось.

Приведенные в этих и наших работах экспериментальные данные позволяют распределить изученные растительные виды по характеру их реакции цветения на азотное питание, иначе говоря, по азотфлоральной реакции, по следующим группам.

I группа. Азотнегативные, зацветающие быстрее при полном исключении азота или при дозе азота ниже нормальной и на бедной азотными веществами почве. К этой группе относятся пшеница (различные сорта), ячмень (различные сорта), овес, горчица, пшениат (различные сорта), люцерна, клевер, сальвия, кларкия, герань, иберис.

II группа. Азотпозитивные, зацветающие быстрее при нормальной или более высокой дозе азота и на богатой азотными веществами почве. К этой группе относятся просо (различные сорта), кукуруза, могар, перилла, подсолнечник, табак, хлопчатник (различные сорта и виды), перец, салат, люпин, хризантема (различные виды), бархатец, дурнишник, тинанция, каланхоэ.

III группа. Азотнейтральные, зацветающие одновременно при различных дозах азота и на бедной и богатой азотистыми веществами почве. В эту группу входят гречиха, конопля, соя (различные сорта), фасоль.

Такое разделение видов не носит случайного характера, а, несомненно, связано с физиологическими особенностями процессов их развития.

Полученные данные [Чайлахян, 1945а, б] по реакции цветения 30 видов на азотное питание, а также дальнейшие исследования с другими растениями при участии Л. П. Ждановой показали, что почти все азотнегативные растения являются растениями длинного дня; азотпозитивные растения со слабо выраженной реакцией являются растениями длинного и короткого дня (промежуточная группа), все азотпозитивные растения с ярко выраженной реакцией — растения короткого дня; наконец, азотнейтральные растения включают виды нейтральные, короткодневные и длиннодневные. Все это указывает на значительную связь между реакцией цветения на азотное питание и фотопериодическими группами. Наличие промежуточной группы азотпозитивных растений со слабо выраженной реакцией, включающей и короткодневные, и длиннодневные виды, подчеркивает существование переходных форм между типичными азотнегативными и азотпозитивными растениями — факт, ранее выявленный и в отношении деления видов на фотопериодические группы.

С эволюционной точки зрения связь азотфлоральной реакции с фотопериодической реакцией может быть объяснена при рассмотрении обеих реакций как приспособительных свойств растений. Короткодневные виды, представляющие собой одновременно и теплолюбивые формы, являются выходцами или обитателями южных тропических и субтропических стран, где приспособление растений к репродуктивному развитию и сохранению потомства шло по линии максимального использования условий питания, в том числе и азотного питания. Длиннодневные виды, одновременно более холодовыносливые, являются обитателями умеренных и северных широт, где приспособление к репродуктивному развитию и отбор видов шло по линии наиболее быстрого, а следовательно, и относительно меньшего или минимального

использования условий питания в целом и азотного в частности.

Там, где за недостатком азота азотпозитивным короткодневным теплолюбивым видам грозит гибель без сохранения потомства, азотнегативные длиннодневные холодостойкие виды успевают покрыться цветами и плодами и дать жизнь новому поколению [Чайлахян, 1945б].

ВЛИЯНИЕ УГЛЕВОДОВ НА МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В СТЕБЛЕВЫХ ПОЧКАХ

В опытах по изучению влияния углеводов на репродуктивное развитие выяснилось, что для цветения растений всех фотопериодических групп необходим достаточно высокий уровень содержания углеводов.

Прежде всего высокий уровень углеводов необходим для осуществления флорального морфогенеза в стеблевых почках. При этом уровень углеводного питания, необходимый для флорального морфогенеза, является заметно более высоким, чем уровень, при котором происходят заложение и развитие последовательных вегетативных метамеров.

К настоящему времени хорошо показана необходимость высокого содержания углеводов для прохождения формообразовательных процессов в стеблевых почках, связанных с заложением и развитием соцветий и цветков. Это положение в равной мере относится ко всем растениям — длиннодневным, короткодневным и нейтральным. Оно продемонстрировано как в опытах на целых растениях, так и в стерильной культуре на изолированных стеблевых почках и других эксплантатах, способных к дифференциации цветочных почек.

Так, на целых растениях было показано увеличение содержания углеводов в районе дифференцирующейся стеблевой почки, наблюдавшееся уже в первые дни и даже часы воздействия благоприятным для развития фотопериодом: у короткодневных видов — космоса [Biddulph, 1935], дурнишника [Gilbert, 1926], длиннодневного растения — горчицы белой [Bodson, 1977]. Найдено, что переходу к флоральному морфогенезу предшествует высокий уровень углеводов в верхушке стебля также и в случае термоиндукции цветения с помощью пониженных температур. Это показано для озимой пшеницы [Бабенко, Инкина, 1970], цветной капусты [Sadik, Ozbun, 1968], приса Веджвудского [Rodrigues Pereira, 1962]. Особо отчетливо выявляется значение снабжения сахарами в опытах по изучению цветения растений, проведенных на модельных системах в стерильной культуре *in vitro*.

Это можно продемонстрировать на примере экспериментов, проведенных в нашей лаборатории на каллусной модели цветения [Константинова и др., 1972]. В опытах с фотопериодически нейтральным видом табака Трапезонд (*Nicotiana tabacum*) были

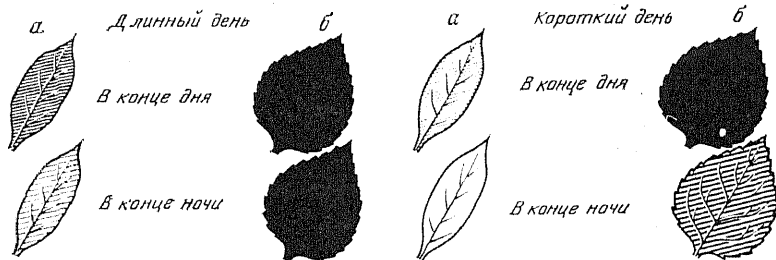


Рис. 57. Динамика содержания крахмала в листьях длиннопдневного вида — рудбекии (а) и короткодневного — периллы красной (б) в течение суток. Степень штриховки соответствует относительно содержанию крахмала в листьях

получены стеблевые каллусы. При этом образовавшиеся на сегментах соцветия могли образовывать как бутоны, так и вегетативные почки. Соотношение вегетативных почек и бутонов в значительной мере зависело от условий культивирования каллусов, в первую очередь от содержания глюкозы в культуральной среде. На стеблевых каллусах цветущих растений табака Трапезонд бутоны образовались только при достаточно высокой концентрации глюкозы в среде (3–5%); при низкой концентрации глюкозы (0,7–1,5%) на каллусах образовались только вегетативные почки.

Стимулирующее действие повышения концентрации сахаров в среде на образование бутонов обнаружено также в опытах *in vitro* у ряда других объектов, например, у стеблевых эксплантатов нейтрального табака Висконсин 38 [Aghion-Prat, 1965], эксплантатов листьев и стеблей короткодневных растений свинчатки и стрептокарпуса, корневых эксплантатов цикория [Paulet, Nitsch, 1964; Nitsch C., Nitsch P., 1967; Margara, 1969].

В связи с выявлением стимулирующего влияния на флоральный морфогенез высокого содержания углеводов в стеблевых почках приобретают значение исследования, в которых изучалось накопление, приток и распределение ассимилятов по органам растения в условиях длины дня, благоприятной или неблагоприятной для цветения.

В наших опытах выяснилось, что к концу темноты короткодневного фотопериодического цикла у растений длиннопдневного вида — рудбекии — после пребывания их в темноте в течение 14 ч крахмала в листьях уже не остается: после периода темноты длительностью 8 ч в условиях длинного 16 часового дня крахмала остается мало. У растений короткодневного вида — периллы красной — в тех же условиях крахмала в листьях еще много; при выдерживании растений периллы в непрерывной темноте крахмал обнаруживается в листьях даже через 7 сут (рис. 57).

В опытах В. С. Цыбулько [1963, 1972], проведенных на 41 сорте культурных растений, показано, что короткодневные и длинно-

дневные виды различаются по характеру накопления и распределения по органам продуктов ассимиляции в течение суток. У длиннодневных растений наиболее интенсивный отток редуцирующих сахаров и ассимилятов из листьев в потребляющие органы происходит на свету длиннодневного фотопериодического цикла. Это обеспечивает лучшее снабжение углеводами стеблевых почек в светлый период суток на длинном дне. У короткодневных видов дневной отток ассимилятов значительно меньше ночного, следовательно, приток их к развивающимся стеблевым почкам усиливается в условиях короткого дня и ослабляется в условиях длинного дня.

Бернье [Bernier, 1976] и Сакс [Sachs R., 1978] также полагают, что возрастание скорости транспорта ассимилятов к стеблевым почкам и увеличение концентрации углеводов в апикальной меристеме являются одним из важных условий, способствующих эвокации цветения. Сакс и Хэккетт [Sachs R. et al., 1979] в своей гипотезе о роли направления передвижения ассимилятов в осуществлении флорального морфогенеза, считают, что все хирургические, а также химические и физические воздействия, усиливающие аттрагирующую способность развивающихся стеблевых почек в отношении ассимилятов, одновременно способствуют также и зацветанию растений. В противоположность этому все воздействия, стимулирующие активность конкурирующих акцепторов (молодых листьев, корней, семян, вегетативных почек), действуют как тормозители цветения.

В целом же на основании приведенных данных можно считать, что достаточно высокий уровень снабжения углеводами развивающейся стеблевой меристемы является тем метаболическим фоном, который способствует репродуктивному морфогенезу.

ВЛИЯНИЕ ДЛИНЫ ДНЯ НА СОДЕРЖАНИЕ УГЛЕВОДОВ И АЗОТСОДЕРЖАЩИХ ВЕЩЕСТВ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ ГРУПП

В этой главе уже было рассмотрено влияние на цветение азотного питания при его воздействии на растительный организм в целом, включая все его органы. Кроме того, была рассмотрена необходимость для флорального морфогенеза достаточного содержания углеводов в стеблевых почках.

Вместе с тем органом, воспринимающим длину дня, является зеленый лист растений. Именно в нем под влиянием благоприятного фотопериода — короткого дня для короткодневных видов и длинного дня — для длиннодневных — образуется способный к передвижению гормональный стимул цветения. Поэтому особое значение для выяснения роли трофических веществ в регуляции цветения имеет изучение тех изменений метаболизма, которые происходят под воздействием длины дня именно в листьях фото-

периодически чувствительных растений и которые являются основой для биосинтеза соответствующих компонентов гормонального стимула цветения.

В большинстве опытов обнаружилось, что у растений на длинном дне в листьях увеличивается содержание разных форм углеводов по сравнению с экzemплярами, находящимися в условиях короткого дня. Это показано в нашей работе, выполненной совместно с Л. М. Ярковой [Чайлахян, Ярковая, 1938] на короткодневных растениях — хризантеме, подсолнечнике, перилле, а также на длиннодневных видах — горчице и ячмене (*Hordeum L.*). Подобная же закономерность найдена в других работах для длиннодневных видов — ячменя [Чайлахян, Александровская, 1935], лука [Реймерс, 1959], рудбекии [Knodel, 1936], а также для различных видов короткодневных растений периллы [Ермолаева и др., 1960; Мухина, 1960], табаков [Kasperbauer et al., 1970]. Наоборот, в условиях короткого дня в листьях усиливается накопление белков, свободных аминокислот и органических кислот [Чайлахян, Ярковая, 1938; Чайлахян, 1954б, 1955а; Мухина, Лейсле, 1959; Kasperbauer et al., 1970].

Вместе с тем необходимо отметить, что такая закономерность не универсальна. Она осложняется многими обстоятельствами, в первую очередь особенностями видовой специфики растений. Осложняется она и тем, что содержание углеводов и азотсодержащих веществ имеет свою динамику и изменяется в течение вегетационного сезона, а также с возрастом отдельных органов и тканей [Львов, Обухова, 1941; Жданова, 1951; Реймерс, 1959]. В этих работах было показано также, что общее содержание углеводов и азотсодержащих веществ в растении зависит не только от влияния длины дня на их синтез и распад, но и от характера их оттока и перераспределения по растению.

Как известно, листья не только непосредственно воспринимают внешние фотопериодические воздействия, но и являются теми органами, в которых осуществляются биосинтетические процессы, ведущие к образованию фитогормонов. Глубокое и детальное изучение этих процессов и возникающих при этом продуктов обмена возможно лишь при использовании количественных методов. Однако для получения представления об общем характере изменения метаболизма под влиянием длины дня значительную роль в свое время сыграли более простые и быстрые способы, например цветные реакции на те или иные вещества.

Широко известна цветная реакция на крахмал, или иодная проба Сакса, которая была использована нами при изучении суточной динамики содержания крахмала в листьях растений. При этом ей был придан полуколичественный характер: по тону окраски по пятибалльной системе определялось относительное содержание крахмала.

В поисках простой цветной реакции или пробы на белок нами при участии Г. В. Крейниной были испытаны основные цветные реакции, ранее применяемые Молишем [1933] для обнаружения

белка в листьях,— биуретовая, ксантопротеиновая и миллоновая, а также нингидринная реакция, обычно используемая для обнаружения аминокислот. Испытания проводили на листьях разнообразных растений. Они показали полную возможность использования всех этих цветных реакций при соответственной подготовке и обработке листьев [Чайлахян, 1954б, Чайлахян, 1955а].

Методические опыты, проведенные с пестролистными растениями, с влиянием света и температуры (рис. 58), а также с влия-

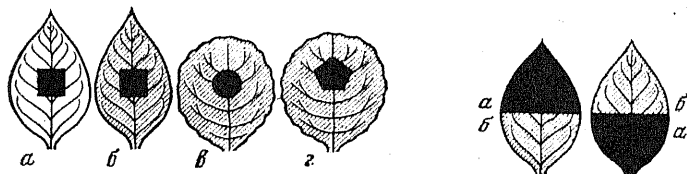


Рис. 58. Содержание белка и крахмала в освещенных (геометрические фигуры) и затемненных частях листьев табака и капусты

а — йодная реакция на крахмал; б — нингидринная реакция на белок в листьях табака; в, г — миллоновая реакция на белок в листьях капусты

Рис. 59. Протеинограмма в листьях табака, полученная после их экспозиции на свету разного качества, и обнаружение белка нингидринной реакцией
а — синий свет, б — красный свет

нием света разного спектрального состава показали, что по интенсивности окраски можно определить относительное содержание белка в листьях по пятибалльной системе и, следовательно, использовать цветные реакции на белок, как и цветные реакции на крахмал, при решении некоторых вопросов физиологии развития растений.

Влияние спектрального состава света на образование белка также отлично выявляется с помощью цветных реакций.

В широко известном опыте К. А. Тимирязева была показана связь между спектральным составом и образованием крахмала на листе гортензии и была получена амилограмма. В нашем опыте были взяты растения табака Мамонт, выращенные на дневном свету. Листья были выставлены одной половиной на красный свет, а другой — на синий свет люминесцентных ламп. В половинках листа, которые находились на синем свету, содержание белка определялось 3—4 баллами; в половинках, которые находились на красном свету, — 1 баллом. Результаты опыта, показывающего более интенсивное образование белка на синем свету, представлены на рис. 59.

Подобно тому как изображение распределения крахмала в листе в зависимости от спектрального состава света называется амилограммой, полученное изображение распределения белка в листе в зависимости от качественного состава света может быть названо протеинограммой.

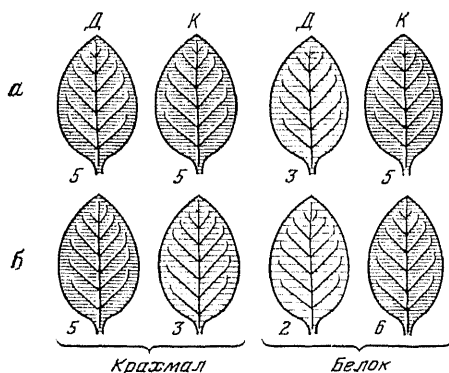


Рис. 60. Содержание крахмала и белка в листьях табака на длинном (Д) и коротком (К) дне в баллах по пятибалльной системе

а — у короткодневного табака Мамонт, б — у длиннодневного табака Сильвестрис

Для изучения вопроса влияния длины дня на характер углеводно-белкового обмена в листьях растений различных фотопериодических групп использовались цветные реакции на крахмал и белок. Объектами опытов служили растения 12 различных видов, в число которых входили короткодневные, длиннодневные и нейтральные растения. Соответственно различным условиям светового режима протекало и развитие растений — на коротком дне ускорялось цветение короткодневных и задерживалось цветение длиннодневных видов, на длинном дне — наоборот. Определения, сделанные в разные сроки в течение лета, показали, что у всех испытанных короткодневных видов в листьях содержание крахмала при их выдерживании в условиях короткого дня снижается мало или заметно не снижается, а у длиннодневных и нейтральных видов снижается существенным образом. Вместе с тем содержание белка в листьях всех растительных видов независимо от характера их фотопериодической реакции в условиях короткого дня оказывалось всегда выше, чем на длинном дне [Чайлахян, 1955б]. В качестве примера на рис. 60 приводятся результаты определения содержания крахмала и белка в листьях короткодневного табака Мамонт и длиннодневного табака Сильвестрис.

Если сопоставить данные по содержанию крахмала и белка в листьях растений с данными по скорости их развития, то можно сделать вывод, что переход растений к цветению у длиннодневных видов осуществляется при относительно высоком содержании крахмала и пониженном содержании белка, а у короткодневных видов — при относительно мало сниженном содержании крахмала и высоком содержании белка, т. е. на фоне неодинакового соотношения трофических соединений в их листьях.

ВЛИЯНИЕ НА ЦВЕТЕНИЕ ИСКУССТВЕННОГО ОБОГАЩЕНИЯ И ОБЕДНЕНИЯ ЛИСТЬЕВ УГЛЕВОДАМИ И АЗОТСОДЕРЖАЩИМИ ВЕЩЕСТВАМИ

До сих пор мы сопоставляли аналитические данные по содержанию углеводов и азотсодержащих веществ в листьях короткодневных и длиннодневных видов растений в зависимости от длины дня, благоприятной или неблагоприятной для цветения. Основной идеей следующей серии опытов было выяснение действия углеводов и азотсодержащих соединений на цветение растений при искусственном обогащении или обеднении этими веществами. Такой подход к исследуемому вопросу можно обозначить как синтетический [Чайлахян, 1943].

Опыты были поставлены с 2 короткодневными видами — периллой красной и хризантемой Районант и длиннодневным видом — рудбекией.

Таблица 2

Влияние азотного питания и темноты на рост и развитие хризантемы

Развитие и рост	Длинный день	Короткий день	Короткий день		Т + короткий день	Т + короткий день + азот в почву
			+ азот в листья	+ азот в почву		
Дата цветения	Нет	23.IX	14.IX	14.IX	23.IX	21.IX
Высота растений, см	87	76	86	99	95	101
Число цветков на растении	0	9	14	27	11	31

Опыты с хризантемой были проведены по следующей схеме: 1) длинный день; 2) короткий день; 3) короткий день и все листья главного стебля растения с обеих сторон обильно смачивались 1%-ным раствором KNO_3 ; 4) короткий день и почва в вазонах поливалась 1%-ным раствором нитратов из расчета 1 г на 1 кг почвы в 4 срока; 5) темнота (Т) непрерывно в течение 5 дней, затем короткий день; 6) темнота, затем короткий день и азот в почву.

Как видно из данных табл. 2, при обогащении растений азотными соединениями, вводимыми непосредственно в листья или через корни, зацветание растений хризантемы значительно ускоряется. Пятидневный период темноты, одним из результатов которого является обеднение листовой ткани и растения в целом углеводами, ускоряет цветение в такой же мере, как и пятидневный период коротких дней.

Высота растений, мощность их ветвления и количество цветков увеличивается при добавлении азотных соединений в почву,



Рис. 61. Хризантемы сорта Районант (фото 17.IX 1942 г.)

а — растение на коротком дне в фазе бутонизации, *б* — растение на коротком дне с введением азотнокислого калия в листья в фазе цветения; *в* — растение на коротком дне с внесением нитратов в почву в фазе цветения

а также при предварительном выдерживании их в непрерывной темноте.

На рис. 61 показано стимулирующее влияние азотсодержащих соединений на цветение короткодневного вида хризантемы сорта Районант.

В опыте с периллой красной вегетирующие растения, выращенные на длинном дне, были на 7 дней поставлены в условия непрерывной темноты, а затем переставлены на короткий день; вместе с ними на короткий день были переставлены растения непосредственно с длинного дня. Экземпляры, получившие предварительную обработку темнотой, бутонизировали на 7 дней, раньше, чем не получившие такой обработки. Этот опыт показал, что у короткодневных видов предварительное обеднение листовой ткани углеводами, происходящее в темноте, способствует зацветанию растений.

Противоположная реакция развития была получена у короткодневных и у длиннодневных видов при искусственном введении в растения растворов сахарозы через черешки или путем инфильтрации в листья: у короткодневного вида — периллы — это вызывало резкое торможение цветения, а у длиннодневных видов — белены и рудбекии — стимулировало рост стеблей и либо ускоряло, либо заметным образом не влияло на образование цве-

точных органов [Чайлахян, 1947a, Lang, Melchers, 1943] (см. рис. 49).

При обеднении же листьев ассимилятами после длительного выдерживания в непрерывной темноте растения периллы оказывались более восприимчивыми к последующему воздействию коротким днем, тогда как растения рудбекии в этих же условиях при последующем воздействии длинным днем отставали в развитии от контрольных. Такое различие в реакции периллы и рудбекии на пребывание в длительной темноте и последующее фотопериодическое воздействие можно частично объяснить тем, что в листьях короткодневных видов содержание углеводов более устойчиво и менее подвижно, чем в листьях длиннодневных видов.

В опытах с внесением азотных удобрений в субстрат, а также с искусственным введением избыточного количества сахаров в растения с выдерживанием их в темноте было показано, что если цветению длиннодневных видов способствуют недостаточное количество азотсодержащих соединений и избыток углеводов, то цветению короткодневных видов, наоборот, способствуют богатое азотное питание и относительно низкое содержание углеводов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В области изучения трофических факторов, оказывающих влияние на цветение, наибольшее значение имели исследования углеводов, возникающих в процессе фотосинтеза, и азотных соединений, поступающих через корни растений. Г. Клебс в своей теории считал, что условия, способствующие зацветанию растений, одновременно благоприятствуют фотосинтезу, следовательно, и накоплению углеводов, тогда как усиленное минеральное, в частности азотное, питание способствует пышному вегетативному росту и задерживает цветение растений.

Однако вскоре после открытия фотопериодизма выяснилось, что наступление зацветания растений на различной длине дня не соответствует этому положению теории Клебса.

Аналитические исследования показали, что у всех видов растений независимо от характера их фотопериодической реакции на длинном дне содержится больше углеводов — сахаров и крахмала, а на коротком дне — азотсодержащих соединений и белков. Следовательно, зацветанию всех этих видов не соответствует какое-то определенное соотношение углеводов и азотсодержащих соединений.

В опытах с внесением азотсодержащих удобрений в субстрат также выявились иные закономерности их влияния на зацветание растений.

Так, в наших опытах и в опытах других авторов, в которых производилось не только исключение азота из питательной смеси, но и включение его в различных дозах, было показано, что

длиннодневные виды — горчица, овес, пшеница, шпинат и др. — зацветают раньше при недостатке азота, тогда как короткодневные виды — перилла, просо, табак, кукуруза, хризантема, подсолнечник, хлопчатник и др. — зацветают скорее при нормальном снабжении азотом или при его избытке.

Таким образом, между азотфлоральной, как была названа реакция цветения растений на азотное питание, и фотопериодической реакциями была установлена закономерная связь.

Необходимость достаточного уровня углеводов для осуществления флорального морфогенеза в стеблевых почках была показана для различных растительных видов, как короткодневных и длиннодневных, так и нейтральных к длине дня. Вместе с тем дополнительное обогащение растений углеводами способствовало ускорению цветения длиннодневных и задержке цветения короткодневных видов. Следовательно, различная реакция цветения у длиннодневных и у короткодневных видов проявляется не только в ответ на снабжение растений минеральным азотом, но и при введении дополнительного количества углеводов.

В целом приведенные в данной главе материалы показывают, что углеводы и азотсодержащие вещества являются важными трофическими факторами, оказывающими определенное количественное влияние на цветение растений. Опыты с короткодневными и длиннодневными видами показали, что углеводный и азотный обмен растений является частью метаболического фона, который оказывает активное влияние на синтез более специфических гормональных регуляторов цветения растений.

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

В изучении физиологической природы процессов зацветания растений выдающуюся роль сыграли открытие фотопериодизма, поскольку переход растений от вегетативного роста к цветению оказался для многих видов наиболее тесно связанным с продолжительностью дневного освещения. А это позволило в экспериментальной обстановке регулировать цветение с помощью длины дня в самых широких пределах — от максимального ускорения до полного подавления — и в то же время контролировать одновременно протекающие внутренние процессы.

Длина дня явилась настолько сильным и надежным средством регулирования скорости развития растений в экспериментальных условиях, что все последующее изучение внутренних факторов зацветания и фотопериодизма растительных организмов шло в неразрывной связи [Naylor, 1941; Lockhart, 1961].

До начала 50-х годов явление фотопериодизма большей частью рассматривалось вне зависимости от важнейших физиологических процессов, протекающих в растениях. Фотопериодические реакции цветения короткодневных и длиннодневных видов признавались как совершенно тождественные, но проходящие при разных условиях длины дня. Процессы, идущие у этих двух фотопериодически противоположных типов, рассматривались как зеркальные отображения одних относительно других. Такая двойственность в реакциях длиннодневных и короткодневных видов представляла непреодолимое препятствие на пути единого, общего объяснения фотопериодизма растений в целом.

Однако к 1956 г. стали накапливаться факты, показывающие, что фотопериодизм растений находится в тесной связи с основными физиологическими процессами; в то же время были получены данные, освещающие фотопериодизм в эволюционном аспекте и позволяющие объяснить генезис отдельных фотопериодических групп. Все это дало возможность составить достаточно цельную и единую картину, дающую представление о совокупности и характере реакций, слагающих фотопериодизм растений, и их связи с основными физиологическими процессами [Чайлахян, 1956а].

ЗНАЧЕНИЕ СВЕТА И ТЕМНОТЫ В ФОТОПЕРИОДИЗМЕ

Наибольшее число исследований посвящено изучению тех реакций, которые протекают в листьях растений в условиях различной длины дня, поэтому, говоря о связи фотопериодизма с основными физиологическими процессами, мы имеем в виду те реакции, которые протекают в листьях под влиянием фотопериодического воздействия.

Исследования наши [Чайлахян, 1939], Б. С. Мошкова [1939а, 1940] и Хамнера [Hamner, 1940] показали, что фотопериодическое воздействие основано на смене в листьях двоякого рода реакций — световых и темновых. В суточных и других циклах имеет значение и соотношение длины периодов света и темноты, и их абсолютная длина.

В первых исследованиях по фотопериодизму пределом длины периодов света и темноты в течение суток, допускающих зацветание растений, считалась критическая длина дня, т. е. такая длина, по одну сторону которой растения продолжают вегетировать, а по другую — начинают цвести. Понятие о критической длине дня было выдвинуто впервые Гарнером [Garner, 1933] как критерий для классификации растительных видов на различные фотопериодические группы. Предполагалось, что критическая длина дня у различных короткодневных, длиннодневных и промежуточных видов располагается в одних и тех же пределах, варьирующих, согласно имеющимся данным, от 8 до 18 ч, но с той существенной разницей, что короткодневные виды зацветают при длине дня ниже, а длиннодневные выше критической длины дня; виды же промежуточные зацветают лишь в указанных пределах и, являясь наиболее специализированными, обладают ограничениями и короткодневных, и длиннодневных растений (рис. 62).

Вскоре, однако, выяснилось, что короткодневные виды, зацветая при значительно меньшей длине дня, чем 8—18 ч, тем не менее обладают вполне определенным, нижним пределом длины дня [Мошков, 1939а, 1940; Самыгин, 1946; Borthwick, Parker, 1938а; Mann, 1940; Harder, Gümmer, 1947]. В дальнейшем было показано, что длиннодневные виды также требуют для зацветания значительно меньших периодов света в течение суток, чем это обычно предполагалось, но при условии, что остающийся длительный период темноты прерывается короткими облучениями (рис. 63) [Катунский, 1936; Разумов, 1941; Чайлахян, Рупчева, 1948а, б; Withrow R., Withrow A., 1944; Claes, Lang, 1947].

Сопоставление данных, полученных для короткодневных и длиннодневных растений, дает основание сделать вывод, что истинная критическая длина дня для короткодневных видов равна 2—5 ч, а для длиннодневных — 5—8 ч света в сутки; то же, что до сих пор называлось критической длиной дня и определя-

Рис. 62. Критическая длина дня у короткодневных, длиннодневных и промежуточных видов по непосредственным определениям предельных фотопериодов, допускающих зацветание растений

Пределы колебания критической длины дня у всех видов — 8—18 ч; пределы длины дня, в которых идет цветение видов короткодневных — 0—18 ч, длиннодневных — 8—24 ч, промежуточных — 8—18 ч

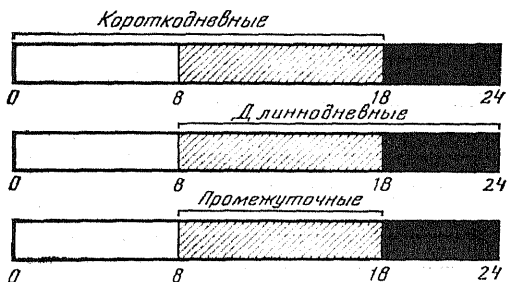


Рис. 63. Развитие растений рудбекии в условиях короткого дня с прерыванием темноты короткими периодами освещения (фото 13.VIII 1946 г.)

Растения получали: а — короткий 8-часовой день, вегетируют; б — 6 ч света и 16 ч темноты с 2-часовым световым перерывом посередине, стрелкуются; в — 6 ч света и 16 ч темноты с короткими интервалами света, в сумме составляющими 2 ч, цветут; г — 17-часовой длинный день, цветут

лось в 8—18 ч света в сутки, в действительности является величиной, обратной к критической длине ночи 16—6 ч, которая обычно и определяет предел зацветания растений [Blackman, 1936]. У промежуточных видов настоящей критической длиной дня является нижняя длина дня, а критической длиной ночи — величина, обратная той, которая называлась верхней критической длиной дня (рис. 64).

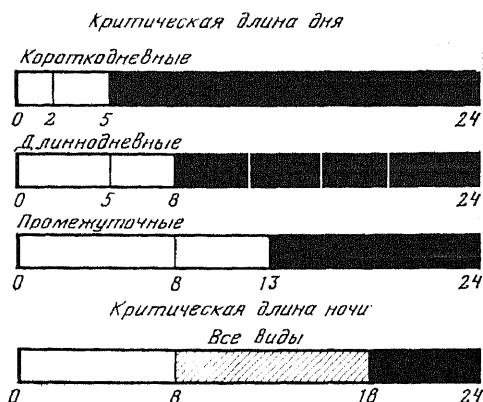


Рис. 64. Критическая длина дня у растений разных фото-периодических групп

У короткодневных в пределах 2—5 ч, длиннодневных — 5—8 ч, промежуточных видов — 8—13 ч; критическая длина ночи у всех видов в пределах 8—18 ч

Таким образом, в фотопериодизме решающее значение для генеративного развития растений имеют реальная критическая длина дня, как длина минимально необходимого периода света в течение суток, и реальная критическая длина ночи, как длина периода темноты, минимально необходимого для короткодневных и максимально допустимого для длиннодневных видов. В обычной природной обстановке, когда длина естественного дня не падает ниже 8 ч, решающим условием для генеративного развития растений является не критическая длина дня, как это раньше представляли, а критическая длина ночи — явление фотопериодизма становится, таким образом, с головы на ноги.

Критическая длина дня, как длина минимально необходимого периода света в течение суток, свойственна не только короткодневным и длиннодневным видам с качественной реакцией и промежуточным видам, но и нейтральным, а также короткодневным и длиннодневным видам с количественной реакцией [Lang, 1947].

Наличие критической длины дня и критической длины ночи у короткодневных и длиннодневных видов с качественной реакцией, а также у специализированных промежуточных видов свидетельствует о том, что световые и темновые реакции имеют определенную длительность.

Кроме различия по длительности, эти реакции отличаются и по другому признаку: световые реакции допускают прерывистость, а темновые не допускают. Впервые это было показано в детальном исследовании Гарнера и Алларда [Garner, Allard, 1931] с растениями двух сортов сои (Билокси и Пекинг) и рудбекии. В последующих работах [Hamner, Bonner, 1938; Разумов, 1941] выяснилось, что прерывание света короткими интервалами темноты мало влияет на развитие растений, тогда как прерывание темноты короткими интервалами света влияет весьма резко. Из всех этих данных стало ясно, что световые реакции протекают и при наличии интервалов и могут суммироваться, тогда

как темновые реакции требуют определенной продолжительности и прерывания даже короткими световыми интервалами не допускают.

Спектр действия прерывания светом длительного периода темноты оказался одинаковым для короткодневных [Parker et al., 1946] и длиннодневных [Borthwick et al., 1948] видов. Он имеет основной максимум в красной области (620–650 нм) и дополнительный в синей (420 нм). Действие красного света можно снять последующим освещением растения дальним красным светом (735 нм). Участвующий в этой реакции пигмент — фитохром — был выделен из этилированных coleoptiles овса в 1959 г. [Butler et al., 1959]. Он оказался пигментом, состоящим из хромофора и белкового компонента.

Фитохром широко распространен в растениях и принимает участие как в фотопериодической реакции цветения, так и в целом ряде других фотоморфогенетических процессов [Mohr, 1972].

В целом же исследования, посвященные выяснению значения света и темноты в фотопериодизме растений, показали, что световые и темновые реакции протекают последовательно и сопряженно. Возможность связать эти реакции с основными физиологическими процессами растений дали исследования по изучению влияния на фотопериодизм условий внешней среды — интенсивности и качества света, температуры и газового состава воздуха, а также исследования аналитического характера.

ФОТОПЕРИОДИЗМ И ФОТОСИНТЕЗ

Выяснилось, что световые реакции фотопериодизма, проходящие в первые 8–12 ч суточного цикла, зависят от интенсивности и качества света, от температуры и содержания углекислоты в воздухе.

Впервые Бортвик и Паркер [Borthwick, Parker, 1938b] получили факты, указывающие на то, что в первые 8 ч суточного цикла свет должен быть достаточно высокой напряженности. В их опытах с растениями сои короткодневного сорта Билокси выяснилось, что если интенсивность дополнительного света, предотвращающего цветение, может быть ничтожной, то интенсивность света в первые 8 ч, необходимая для цветения растений, должны быть высокой.

Впоследствии эти же авторы [Parker, Borthwick, 1940] показали, что в условиях 8-часового короткого дня растения сои Билокси образуют цветочные зачатки при 6, 4 и даже 2 ч сильного света, но по мере уменьшения числа часов сильного света процесс цветообразования ослабляется. Хамнер [Hamner, 1940] на этом же сорте сои показал, что если при 8-часовом периоде для цветения необходима сила света в 1000 лк, то при 5-часовом фотопериоде необходимы уже 2000 лк; растение другого короткодневного вида — дурнишника — зацветали в условиях 10-часового дня также при силе света не менее 1000 лк.

Сильный свет необходим для цветения не только короткодневных, но и длиннодневных видов. При изучении развития ячменной в условиях Заполярья В. И. Разумов и М. И. Смирнова [1940] показали, что снижение интенсивности света приводило к значительной задержке колошения растений сравнительно с контрольными экземплярами. Показано, что для перехода к цветению таких длиннодневных растений, как горчица белая [Vodson et al., 1977], необходим более интенсивный свет, чем для поддержания ее вегетативного роста. Особенно велика роль интенсивности света в зацветании нейтральных растений — томатов, сортов табака Трапезонд и Висконсин 38, причем это проявляется не только в опытах с целыми растениями, но и в стерильной культуре стеблевых сегментов [Константинова и др., 1972; Wardell, 1976].

На основании этих исследований и векового практического опыта культуры различных растений можно считать правилом, что для нормального цветения любого зеленого растения необходимо несколько часов яркого света в сутки.

Переходя к значению качества света в первые часы суточного цикла, следует сказать, что в самых первых опытах [Мальчевский, 1938; Максимов и Клешнин, 1947; Клешнин, 1950] было показано, что в процессах зацветания всех растений независимо от характера их фотопериодической реакции наиболее активными действующими являются оранжево-красные лучи, слабее действуют сине-фиолетовые и наиболее слабо — зеленые лучи.

В этих первых опытах использовали источники света и светофильтры, не позволяющие выделить узкие и чистые участки спектра. Позднее были проведены работы с использованием монохроматического света, в которых выяснилось, что среди длиннодневных имеется группа растений, развитие которых в большей степени стимулируется не красно-оранжевой, а сине-фиолетовой частью спектра. Это свойственно, например, крестоцветным растениям, однако виды с такой реакцией найдены и среди других семейств, в частности среди пасленовых [Stolwijk, 1952; Ван дер Вин, Мейер, 1962].

Обширные исследования в области влияния температуры на фотопериодическую реакцию растений провел Робертс и Штрукмейер [Roberts Struckmeyer, 1938, 1939]. Они показали, что растения способны реагировать на изменения длины дня только в определенных пределах температуры и многие типичные длиннодневные и короткодневные виды при изменении температуры получают способность зацветать в условиях длины дня, при которой они обычно не цветут. Это было подтверждено и в многочисленных последующих работах как с короткодневными, так и с длиннодневными видами [Salisbury, 1963; Lang, 1965]. Вполне определенные данные в этом направлении имеются в ранней работе В. И. Разумова и М. И. Смирновой [1936], которые проводили опыты в Хибинах в условиях непрерывного полярного дня в течение летних месяцев.

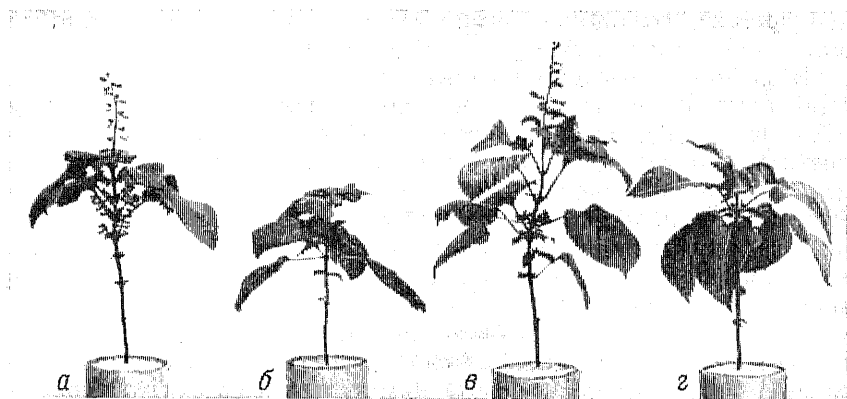


Рис. 65. Развитие растений красной периллы в условиях короткого 8-часового дня при понижении температуры в период пребывания их на свету и в темноте (фото 14.VIII 1946 г.)

а — контрольные растения при обычной температуре, плодоносят; *б* — растения на холоду в течение всех суток, вегетируют; *в* — на холоду в течение 8-часового периода света, цветут и плодоносят; *г* — на холоду в течение 16-часового периода темноты, вегетируют

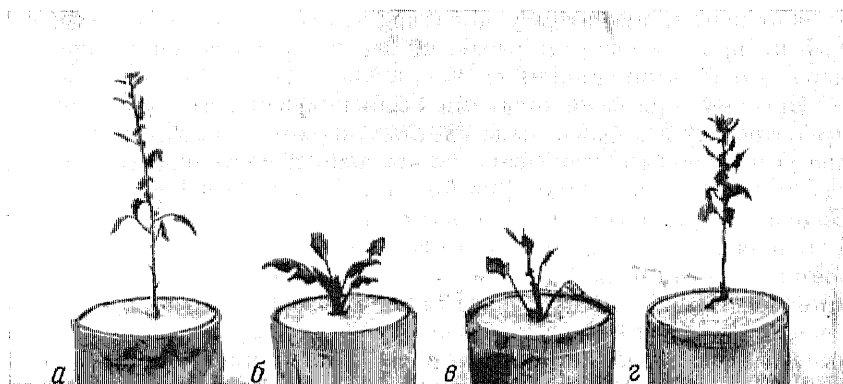


Рис. 66. Развитие растений шпината в условиях длинного 16-часового дня при понижении температуры в период пребывания их на свету и в темноте (фото 6.VII 1946 г.)

а — контрольные растения при обычной температуре; цветут; *б* — растения на холоду в течение всех суток, вегетируют; *в* — на холоду в течение 16-часового периода света, начинают стрелковаться; *г* — на холоду в течение 8-часового периода темноты, цветут

Особый интерес для выяснения природы световых реакций фотопериодизма представляют, однако, исследования, в которых растения подвергали температурным воздействиям не круглосуточно, а при экспозиции только на свету. При этом наибольшее число опытов было проведено только на одном объекте —

дурнишнике, растении короткого дня [Hamner, Bonner, 1938; Mann, 1940; Snyder, 1940].

В работе, проведенной нами совместно с Л. П. Ждановой [Чайлахян, Жданова, 1948], использовался более широкий круг объектов, принадлежащих как к короткодневной, так и длиннодневной фотопериодическим группам (рис. 65, 66). Растения периллы красной выращивали в условиях 8-часового дня. В результате охлаждения в светлый период их бутонизация и цветение задерживались. В условиях короткого дня при охлаждении в течение 16-часового периода темноты они оставались в вегетативном состоянии (см. рис. 65). Растения шпината и укропа в условиях длинного 16-часового дня стрелковались значительно позднее контрольных экзemplяров в том случае, когда в течение всего 16-часового периода света находились в условиях пониженной температуры (см. рис. 66). Эти же растения длиннодневных видов в условиях короткого 8-часового дня начинали стрелковаться, если подвергались охлаждению в течение первой половины 16-часового периода темноты, и цвели при охлаждении во второй период темноты.

Из этих опытов ясно видно, что развитие растений в часы светлого периода суток зависит от температурных условий — оно ускоряется при повышении температуры и замедляется при ее понижении; при этом у короткодневных видов температурный эффект при экспозиции растений на свету выражен в меньшей мере, чем у длиннодневных.

Наконец, прямыми опытами было показано, что для реакций, протекающих в первые часы светлых периодов, необходимо наличие углекислоты в атмосфере, окружающей растения. Так, в опытах Паркера и Бортвика [Parker, Borthwick, 1940] растения сои Блокос выращивали под стеклянными колпаками на 8-часовых фотопериодах в течение 6 сут. Если в течение этого периода во время экспозиции на свету все 8 ч пропускали воздух, лишенный углекислоты, цветочные зачатки не образовывались; если же в течение 2, 4, 6 и 8 ч света пропускался обычный воздух, цветочные зачатки образовались и тем в большем числе, чем длительное пропускание обычного воздуха. При обогащении воздуха углекислотой в течение 30 мин, 1 и 3 ч число цветочных зачатков на растениях заметно увеличивалось.

Позднее такие же результаты получили Гардер и Витш [Harder, Witsch, 1941] на другом короткодневном растении — *Kalanchoe blossfeldiana* и Б. С. Мошков [1950] — на короткодневном виде периллы масличной. Эти опыты принесли прямые доказательства, что в период пребывания на свету короткодневные растения должны находиться определенное минимальное время в атмосфере, содержащей углекислоту.

В опытах с длиннодневными видами наблюдали заметное ускорение цветения гортензий, цинерарий, роз, примул, глоксиний под влиянием углекислотного удобрения в тепличных условиях [Harder et al., 1931; Красинский, 1937, 1947]. Все

это и сильно выраженная потребность длиннодневных видов в ярком свете для зацветания свидетельствуют о том, что фотопериодическая реакция длиннодневных видов также связана с наличием углекислоты в окружающем воздухе. В соответствии с этим у длиннодневных видов рудбекии и овса [Баврина и др., 1969], а также у горчицы белой [Kinet et al., 1973] и абиссинской капусты [Мошков, Одуманова-Дунаева, 1973] наблюдалась задержка развития при исключении из атмосферы CO_2 на свету длиннодневного цикла. Повышение содержания CO_2 в атмосфере на свету привело к стимуляции цветения длиннодневного растения смолевки [Purochit, Tregunna, 1974].

Подводя итог всем изложенным здесь исследованиям, можно заключить, что световые реакции, совершающиеся в первые 8–12 ч суточного цикла как у короткодневных, так и у длиннодневных видов, проходят только на ярком свету, причем наиболее интенсивно они протекают в оранжево-красных и синих лучах и медленнее в зеленых; они происходят при определенном температурном оптимуме; наконец, при полном выключении углекислоты из атмосферы, окружающей растения, они не осуществляются.

Нетрудно видеть, что по своей зависимости от условий внешней среды световые реакции фотопериодизма, проходящие в первые 8–12 ч суточного цикла как у короткодневных, так и у длиннодневных видов, полностью совпадают с реакциями фотосинтетическими. Наличие же определенного температурного коэффициента свидетельствует о том, что эти световые реакции состоят из фотохимических, протекающих только на свету, и сопряженных с ними химических реакций, протекающих на свету и в темноте. Все это дает полное основание считать, что световые реакции фотопериодизма, протекающие в первые 8–12 ч суток у всех растений, являются фотосинтетическими.

В связи с этим становятся понятными и такие явления, как повышение энергии фотосинтеза и усиленное накопление хлорофилла и каротиноидов в листьях в период зацветания растений в условиях благоприятной длины дня.

Увеличение интенсивности фотосинтеза у зацветающих или цветущих растений на благоприятном фотопериоде по сравнению с вегетирующими на неблагоприятном было найдено во многих исследованиях, проведенных с самыми разнообразными длиннодневными, короткодневными и нейтральными видами [Катунский, 1939б; Аксенова и др., 1973; Singh, Lal, 1935]. Существенную роль в таком усилении фотосинтеза у цветущих растений играет возрастание потребности в ассимилятах, что ведет к изменению донорно-акцепторных отношений у развивающегося организма. Это, в свою очередь, оказывает влияние на интенсивность фотосинтеза [Мокроносов, 1981].

В отношении содержания пигментов в связи с развитием растений нами [Чайлахян, 1934] было установлено повышение содержания хлорофилла в листьях короткодневных видов (проса

и сои) в условиях короткого дня, ускоряющего развитие этих растений.

Затем многие исследователи [Зайцев, 1940; Murneek, 1937] подтвердили эти данные и расширили круг объектов, что дает возможность сделать более общий вывод о том, что переход растений от вегетативного роста к генеративному развитию сопровождается интенсивным накоплением хлорофилла и желтых пигментов.

Более подробные опыты, проведенные нами совместно с Т. В. Бавриной [Чайлахян, Баврина, 1957] на многих видах растений, показали, что влияние длины дня на содержание пластидных пигментов листьев является достаточно сложным. При этом то или иное содержание хлорофилла или каротиноидов на длинном или коротком дне зависит как от прямого влияния длины дня на пигментный аппарат листьев, так и от косвенного влияния фотопериодов, проявляющегося через изменение процессов роста и генеративного развития растений [Баврина, 1966].

Максимальное накопление хлорофилла и каротиноидов в период зацветания растений создает большие возможности для поглощения световой энергии и для интенсивного хода фотосинтетических реакций, протекающих в первые 8—12 ч суточного цикла. Продуктами этих фотосинтетических реакций являются не только углеводы, так как их искусственное введение в листья не всегда компенсирует отсутствие углекислоты при пребывании растений на свету. Прямое доказательство этому имеется в опытах Хардера и Витша [Harder, Witsch, 1941] с короткодневным видом *Kalanchoe blossfeldiana*, в которых было установлено, что снабжаться углекислотой должна та часть растения, которая непосредственно подвергается воздействию короткого дня, и что CO_2 нельзя заменить введением в лист слабых растворов сахарозы, малата, цитрата, оксалата, а также серина, пролина и ряда других аминокислот [Schwabe, Ireland, цит. по: Zeevaart, 1978].

Найдено также, что диурон, угнетающий фотосинтез и особенно нециклическое фотофосфорилирование, ингибирует и фотопериодическую реакцию цветения, в особенности у длиннодневных видов [Evans et al., 1965; Чайлахян и др., 1969]. Можно считать, что в результате фотосинтетических реакций, являющихся первичными реакциями фотопериодического процесса, возникают какие-то специфические продукты фотосинтеза, необходимые для цветения.

На реальность образования подобных продуктов фотосинтеза указывает воззрение, сформулированное еще В. О. Таусоном [1947] и развитое А. А. Ничипоровичем [1953], согласно которому продуктами фотосинтеза наряду с углеводами являются разнообразные вещества различной степени восстановленности и содержащие иные группировки, чем углеводы. К постоянной времени показана важная роль фотосинтеза в регуляции всего метаболизма растений, в том числе синтеза белков и нуклеиновых кислот, активности многих ферментных систем [Воскресенская,

1965; Красновский, 1975], а также синтеза высокоактивных соединений вторичного происхождения, например веществ, содержащих фенольные группы [Запрометов, 1978; Протасова и др., 1980; Marcelle et al., 1979].

В целом на основании сказанного можно полагать, что в ходе фотосинтеза наряду с углеводами образуются также и определенные специфические соединения, необходимые для цветения растений.

В те несколько часов яркого света в сутки, которые необходимы для нормального зацветания зеленых растений, протекает фотосинтез, длительность которого у короткодневных видов должна быть минимум 2—5 ч, а у длиннодневных — 5—8 ч, но у всех видов она не превышает 8—12 ч. Без фотосинтеза нет фотопериодизма. Фотопериодизм всех растительных видов — короткодневных, длиннодневных, нейтральных и промежуточных — начинается с фотосинтеза.

ФОТОПЕРИОДИЗМ И ФОТОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ

После первых 8—12 ч света процессы в листьях протекают по-разному в зависимости от того, находятся ли растения на длинном или коротком дне. В тех же самых условиях света, в которых в первые часы у всех видов идут одинаковые и необходимые для их развития световые фотосинтетические реакции, в последующие часы идут реакции, в результате которых происходит, по-видимому, полный распад специфических продуктов фотосинтеза у короткодневных видов и их слабый распад у длиннодневных.

Такими световыми реакциями могут быть только фотохимические, вызывающие распад органических соединений на свету. Существование подобного рода фотохимических реакций признавали также Бортвик, Паркер и Гендрикс [Borthwick et al., 1948]. Совершенно естественно, что различная скорость распада специфических продуктов фотосинтеза на свету у длиннодневных и короткодневных видов может зависеть от различия внутриклеточных условий, в частности различия активности окислительно-восстановительных ферментных систем, которые вырабатывались в процессе эволюции этих видов в различных естественноисторических условиях. Исследования показали, что фотохимические реакции распада по своей природе резко отличаются от фотосинтетических реакций — они мало зависят от интенсивности света и температуры и не зависят от содержания углекислоты в воздухе.

Способность фотохимических реакций, осуществляющихся во вторую половину длинного дня, проходить не только на сильном свету, но и на свету очень малой интенсивности впервые была выявлена в опытах В. И. Разумова [1935] с различными сортами овса и проса. Растения выращивали на 8-часовом естествен-

ном дне и дополнительно в течение следующих 8 часов освещали электрическим светом интенсивностью в 0,5; 4; 30 и 60 лк. При этом южные сорта оказались более чувствительными к свету, чем сорта северных районов произрастания: сорта овса из Палестины выбрасывали метелки уже при дополнительном свете в 10 лк, т. е. вели себя, как на длинном дне; сорта проса с Корейского полуострова, из Монголии и Центрального Китая сильно отставали в образовании метелок, если короткий 8-часовой день, оптимальный для их развития, продлевался светом интенсивностью всего в 0,5 лк.

В последующих работах выявились многие формы как среди длиннодневных, так и короткодневных видов, обладающие способностью реагировать на дополнительный свет, по силе часто не превышающий интенсивность лунного света [Withrow, Benedict, 1936; Harder et al., 1937]. Эти и многие другие исследования показали, что фотохимические реакции, протекающие на длинном дне после первых 8–12 ч суточного цикла, осуществляются при таких интенсивностях света, когда о фотосинтезе не может быть и речи. В свое время эти данные и послужили источником для вывода, сделанного целым рядом исследователей, о том, что фотопериодизм с фотосинтезом не связан. В этом ошибочном выводе есть рациональное зерно — с фотосинтезом не связаны световые фотохимические реакции, протекающие при освещении растений, даваемом дополнительно к короткому дню.

Влияние температуры на фотохимические реакции, ускоряющие развитие длиннодневных и задерживающие развитие короткодневных видов, изучено мало, но имеющиеся данные свидетельствуют о том, что влияние температуры незначительно или оно не сказывается вовсе. Как уже указывалось в наших опытах [Чайлахян, Жданова, 1948б], растения длиннодневных видов — шпината и укропа и короткодневного — периллы красной выращивали на 16-часовом дне при температуре 18–22°, причем одни растения при экспозиции их на свету ставили на холод (6–8°) в течение 16 ч света, другие же — в течение только последних 8 ч света. Охлаждение растений во вторую половину светлого периода длиннодневного цикла не повлияло сколько-нибудь заметно на ход фотохимических реакций и не вызвало изменений развития растений.

Независимость рассматриваемых фотохимических реакций от содержания углекислоты в воздухе была доказана в самой первой попытке установить связь между фотопериодизмом и фотосинтезом, сделанной Итоном еще в 1924 г. [Eaton, 1924]. Для растений сои сорта Билкоксп он создавал «физиологическую почву», помещая их после короткого дня не в темноту, как это делалось с контрольными экземплярами, а на свет, но с полным исключением углекислоты из окружающей атмосферы. Растения, получавшие после короткого дня темноту, цвели, тогда как получившие свет без углекислоты, не цвели. Стало ясным, что влияние света здесь с фотосинтезом не связано. Спустя 20 лет



Рис. 67. Влияние анаэробизма в период 7-часового дополнительного света на цветение рудбекии (фото 19.IX 1958 г.)

а — контрольные растения в период дополнительного света находились в обычной атмосфере, цветут; *б* — растения в период дополнительного света подвергались анаэробизму, начинают бутонизировать

Гардер, Боде и Витш [Harder et al., 1944] получили такой же результат с другим короткодневным видом *K. blossfeldiana*. В наших опытах, проведенных совместно с Т. Н. Константиновой [Чайлахян, Константинова, 1962], исключение CO_2 из атмосферы в период дополнительного длинноподневного цикла также не оказало влияние на зацветание длинноподневного вида рудбекии и короткодневного вида периллы красной.

Зависимость фотохимических реакций от качества света такая же, как и реакций фотосинтетических. Впервые значение оранжево-красных лучей дополнительного света было показано В. И. Разумовым [1930]. Впоследствии эти данные получили подтверждение в работах Уисроу и др. [Withrow, Benedict, 1936; Withrow, Biebel, 1936], а также Катунского [1937].

В то же время в более поздних работах с использованием монохроматического света обнаружено, что в условиях длинного дня активно стимулируют цветение некоторых длинноподневных видов и подавляют цветение короткодневных видов синий и дальний красный свет. Можно предположить, что разнообразие реакций растений на качество света в значительной мере связано с эволюционно сложившейся адаптацией отдельных растительных видов к спектральным условиям конкретных мест обитания, например, к преобладанию сине-фиолетовой части спектра в горах, красной — в долинах, желто-зеленой — под пологом леса и т. д.

Совокупность данных, показывающих, что световые реакции, протекающие после первых 8—12 ч освещения, мало зависят от интенсивности света и изменений температуры и не связаны с наличием в атмосфере углекислоты, свидетельствует о том, что эти фотохимические реакции не являются реакциями фотосинтетическими. Дальнейшее выяснение природы фотохимических реакций, происходящих во вторую половину светового периода длиннодневного цикла, было достигнуто при изучении зависимости этих реакций от содержания кислорода в атмосфере.

В опытах, проведенных нами совместно с Т. Н. Константиновой [Чайлахян, Константинова, 1962], изучено влияние на цветение ряда длиннодневных, короткодневных и нейтральных растений условий анаэробноза, создаваемых во время периода дополнительного света в длиннодневном фотопериодическом цикле. Все растения в течение первых 8—10 ч суточного цикла получили интенсивный свет в обычной атмосфере, а во второй половине длинного дня они находились на свету низкой интенсивности и в анаэробных условиях. Анаэробноз создавали путем пропуска газаобразного азота через камеры с растениями. Контрольные растения находились в обычной атмосфере.

Противоположная реакция длиннодневных и короткодневных видов на анаэробноз в период дополнительного света видна на рис. 67 и 68: анаэробноз задержал цветение рудбекии и ускорил образование метелок у проса на длинном дне. Следовательно, анаэробноз нарушает нормальное прохождение фотохимических реакций во второй половине длинного дня, что, в свою очередь, задерживает цветение длиннодневных видов и ускоряет цветение короткодневных в условиях длиннодневного фотопериодического цикла. Эти опыты показали, что фотохимические реакции дополнительного периода света длиннодневного цикла являются реакциями окислительными, так как их течение резко нарушается при помещении растений в анаэробные условия.

Можно сделать и некоторые дальнейшие уточнения характера этих фотохимических реакций. Фотохимические окислительные реакции могут явиться или деструктивными реакциями фотоокисления, или носить другой характер, например, являться частью процесса фотодыхания.

Известно, что реакции фотоокисления проходят на свету высокой интенсивности и усиливаются с увеличением парциального давления кислорода.

Реакции, проходящие в длиннодневном цикле в период дополнительного света, по-видимому, не являются реакциями фотоокисления, так как протекают на свету очень низкой интенсивности и не ускоряются при повышении парциального давления кислорода в окружающей атмосфере от 5 до 20 и 50%. Это также показывает, что фотохимические окислительные реакции периода дополнительного света не являются реакциями фотоокисления, а, скорее, связаны с реакциями светового дыхания. Связь фотохимических окислительных процессов, проходящих во вто-



Рис. 68. Влияние анаэробизма в период 7-часового дополнительного света на выбрасывание метелок у проса (фото 18.IX 1958 г.)

а, б — контрольные растения в период дополнительного света находились в обычной атмосфере, вегетируют; в, г — растения в период дополнительного света подвергались анаэробизму, образуют метелки

рой половине длинного дня, с дыханием на свету подтверждается и опытами, проведенными нами совместно с Аксеновой Н. П. [Аксенова, 1966], в которых было найдено, что световые реакции, проходящие во второй половине светового периода длинного-дневного цикла, заметно ингибируются при нарушении в этот период функционирования терминальных окислительных систем в листьях растений. Это приводит в условиях длинного дня к полному подавлению развития длиннодневного растения рудбекии и к стимуляции цветения короткодневного растения периллы.

В целом на основании сказанного можно полагать, что происходящие на свету во второй половине длинного дня фотохимиче-

ские реакции распада являются окислительными. Они проходят в присутствии кислорода и связаны с фотодыханием листьев растений.

Можно также сделать предположение о соотношении этих фотохимических окислительных реакций с реакциями фотосинтетическими при длительном пребывании растений на свету. Фотохимические реакции протекают в течение всего времени пребывания растений на свету, но в первые часы их удельный вес сравнительно с фотосинтетическими реакциями ничтожен; по мере дальнейшего пребывания растений на свету и увеличения количества продуктов фотосинтеза начинается усиление окислительных фотохимических реакций и распад веществ.

В клетках листьев длиннодневных видов внутриклеточные условия таковы, что специфические продукты фотосинтеза устойчивы к распаду на свету; в клетках короткодневных видов они малоустойчивы, равновесное состояние между фотосинтетическими и фотохимическими реакциями распада здесь достигается сравнительно быстро, и после 14–16 ч света фотохимические окислительные реакции начинают преобладать, что приводит к распаду лабильных специфических продуктов фотосинтеза.

ФОТОПЕРИОДИЗМ И ДЫХАНИЕ

Если растения находятся на коротком дне, т. е. после завершения фотосинтетических реакций попадают в темноту, то, как известно, у короткодневных видов цветение происходит, а у длиннодневных оно подавляется. Таким образом, в условиях длительной темноты идут темновые реакции, в результате которых происходит полный распад специфических продуктов фотосинтеза у длиннодневных видов и слабый распад их у короткодневных.

Подобно тому как реакции, проходящие только на свету, называются фотохимическими, реакции, проходящие только в темноте, могут быть названы никтихимическими. Как показали исследования, эти темновые реакции зависят от температуры и содержания кислорода в воздухе.

Зависимость темновых реакций от изменений температуры особенно отчетливо показана для короткодневных видов — дурнишника [Hamner, Bonner, 1938] и сои Биллокси [Parker, Borthwick, 1939]. В наших опытах [Чайлахян, Жданова, 1948] у растений периллы красной в условиях 8-часового дня бутонизация и цветение полностью подавляются, если в течение любой половины 16-часового периода темноты они подвергались охлаждению до 6–8° (см. рис. 65). Вместе с тем растения длиннодневных видов — шпината и укропа — переходили к генеративному развитию в условиях короткого дня, если во второй 8-часовой половине периода темноты они охлаждались до 6–8° (рис. 69). Т. В. Олейникова [1948, 1949] провела специальную работу по изучению влияния температуры почвы на развитие короткодневных и длиннодневных видов. В ее опытах выяснилось,

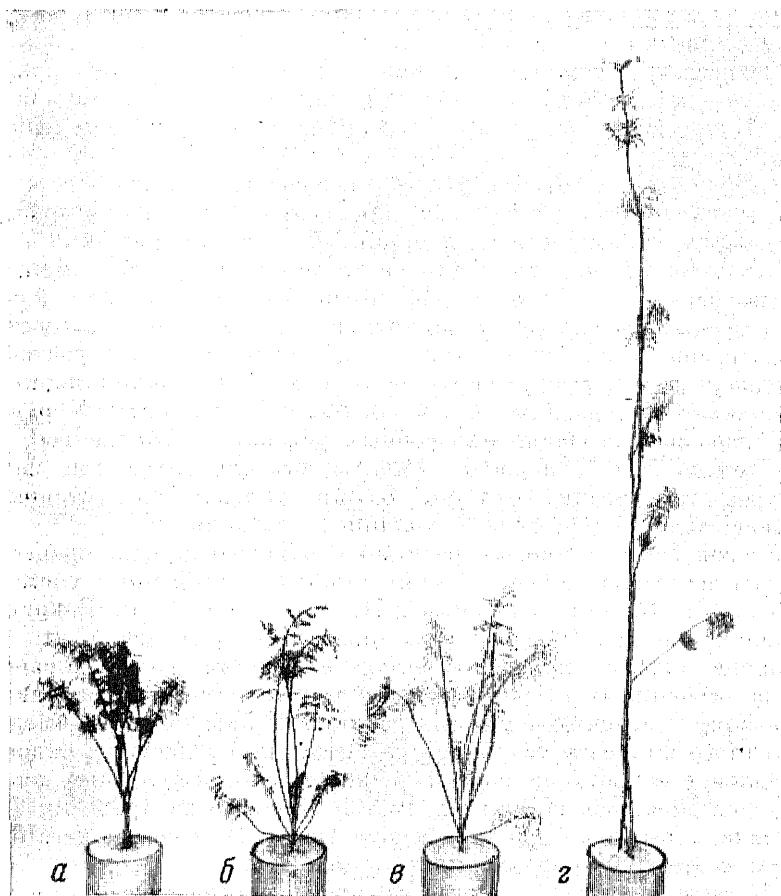


Рис. 69. Развитие растений укропа в условиях короткого 8-часового дня при понижении температуры в период пребывания их на свету и в темноте (фото 8.VII 1946 г.)

а — контрольные растения, вегетируют; *б* — на холоду в течение 8-часового периода света и *в* — на холоду в течение первой половины 16-часового периода темноты, начинают стрелковаться; *г* — на холоду в течение второй половины 16-часового периода темноты, цветут

что низкие температуры задерживали развитие всех короткодневных видов, причем южные сорта проса и могоар вообще не образовали метелок. Для длиннодневных видов — различных сортов пшеницы, овса и ячменя — наиболее благоприятными почными температурами оказались 6 и 12°, а с повышением температуры наступала задержка в колошении растений.

Таким образом, все проведенные исследования привели к общему выводу о том, что темновые реакции, ускоряющие цветение короткодневных и задерживающие цветение длиннодневных

видов, с повышением температуры усиливаются и при охлаждении ослабевают.

Зависимость темновых реакций от содержания кислорода в воздухе вначале была показана для длиннодневного вида — белены (*Hyoscyamus niger*) Мельхерсом и Клаэс [Melchers, Claes, 1943].

Позднее Л. П. Жданова [1950] выдерживала взрослые растения длиннодневной рудбекии и короткодневной периллы красной в условиях 10—13-часового дня, причем опытные растения каждые сутки в течение всего или части темного периода помещали в атмосферу азота. Выяснилось, что пребывание растений периллы в течение всего периода темноты в атмосфере азота полностью предотвращало их бутонизацию и цветение; если же растения помещали в атмосферу азота на 3 ч, то бутонизация периллы проходила без задержки, как у контрольных растений. У рудбекии, наоборот, создание анаэробных условий в течение всех 14 или только 5—6 ч периода темноты вызвало более или менее быстрое стрелкование растений. Этими опытами была установлена связь темновых реакций с реакциями дыхания.

Тесная связь темновых реакций с окислительными процессами подтверждена также в наших опытах, проведенных совместно с Т. Н. Константиновой, Н. П. Аксеновой, Т. В. Баврипой [Чайлахян и др., 1969]. В этих опытах было показано, что подавление окислительных процессов в темноте короткодневного цикла, особенно во второй половине темного периода, приводит к заметному угнетению темновых реакций фотопериодизма. Следствием этого является ускорение развития длиннодневных видов и подавление зацветания короткодневных видов в условиях короткого дня при воздействии на листья анаэробноза (рис. 70, 71), цианида, а также 2,4-динитрофенола (рис. 72), угнетающего процесс окислительного фосфорилирования.

На связь темновых реакций фотопериодизма с процессами дыхания указывает и замедление скорости этих реакций при искусственном введении сахаров в листья растений. В опытах Мельхерса и Ланга [Melchers, Lang, 1942] инфильтрация растворов глюкозы, фруктозы, сахарозы, мальтозы и маннозы в листья растений белены, находящихся в условиях короткого дня, вызывала образование цветочных зачатков при такой длине дня, при которой в обычных условиях растения не зацветают.

В целом на основании данных по изучению влияния температуры и аэрации на развитие растений во время их пребывания в темноте можно считать вероятным, что темновые реакции фотопериодизма находятся в связи с процессом аэробного дыхания.

Темновые реакции начинаются сразу же, как только растения попадают в темноту, но так как скорость их невелика, то эффект начинает проявляться только спустя 6—8 ч. В клетках листьев короткодневных видов специфические продукты фотосинтеза устойчивы к распаду в темноте; в клетках длиннодневных видов

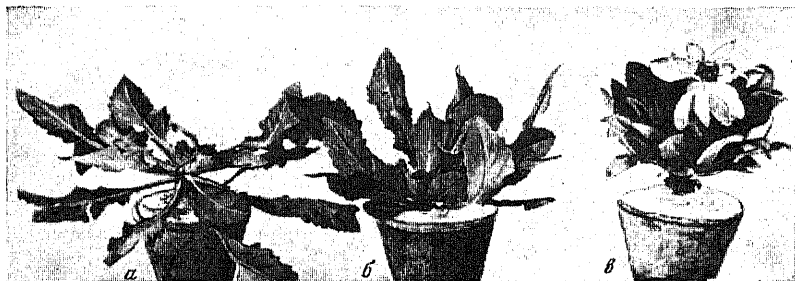


Рис. 70. Влияние анаэробиза в период темноты на коротком дне на цветение рудбекии (фото 29.VIII 1960 г.)

а — контрольное растение в период темноты находилось в обычной атмосфере, вегетирует; *б* — растение подвергали анаэробизу в первые 5 ч периода темноты, вегетирует; *в* — растение подвергали анаэробизу в последние 5 ч периода темноты, цветет



Рис. 71. Влияние анаэробиза в период темноты на коротком дне на цветение периллы красной

а — контрольное растение в период темноты находилось в обычной атмосфере, цветет; *б* — растение подвергали анаэробизу в первые 5 ч периода темноты, цветет; *в* — растение подвергали анаэробизу в последние 5 ч периода темноты, вегетирует

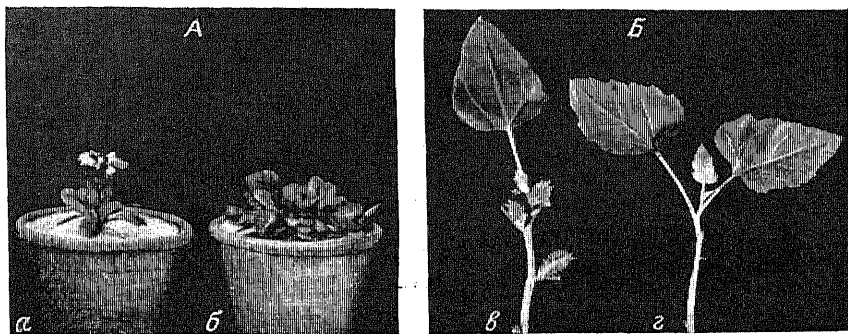


Рис. 72. Влияние динитрофенола на развитие рудбекии (А) и дурнишника (Б) при обработке растений короткодневного цикла в темноте

а, г — растения, обработанные динитрофенолом; б, в — контрольные растения, обработанные водой

они малоустойчивы и с течением времени начинается их сильный распад.

Различная устойчивость специфических продуктов фотосинтеза к распаду в темноте у длиннодневных и короткодневных видов также зависит от различия внутриклеточных условий, возникшего в результате эволюции этих видов в различных географических условиях. В отношении таких продуктов фотосинтеза, как крахмал, имеются прямые доказательства того, что распад в темноте у длиннодневных и короткодневных видов происходит различно.

Так, Грэнгер [Grainger, 1938] показал, что в условиях длинного дня у короткодневных видов — хризантемы и сои — ночной отток углеводов задержан и в листьях остается много крахмала и других малорастворимых углеводов; у длиннодневных видов, наоборот, отток углеводов идет быстрее и в листьях ночью крахмал отсутствует. По определениям Лайбаха [Laibach, 1943], у длиннодневных видов — *Arabidopsis Thaliana* и *Coleus Blumei* — в условиях короткого дня после длинного периода темноты крахмала в листьях не остается вовсе или остается немного; у короткодневного вида — *Coleus Fredericii* — в тех же условиях крахмала в листьях остается много.

В других опытах, проведенных в нашей лаборатории Т. В. Бавриной [Баврина, 1966], определяли устойчивость пигментного аппарата листьев к воздействию длительной темноты у нейтральных, длиннодневных и короткодневных растений и обнаружили существование различий в скорости распада пигментов в темноте между длиннодневными и короткодневными видами. У длиннодневных видов — овса и гороха — в условиях длительной темноты пигментов разрушилось значительно больше, чем в листьях короткодневных видов — проса и сои.

Специфическими особенностями темновых реакций фотопериодизма, резко отличающими их от световых реакций, как уже

говорилось, являются их длительность и непрерывность. Прерывание темновых реакций периодами света ведет к резкому ослаблению или полному уничтожению их эффекта. При этом прерывание света дает значительно больший эффект у короткодневных видов, чем у длиннодневных [Катунский, 1936, Namper, Bonper, 1938]. Подобное различие эффекта световых перерывов темноты у короткодневных и длиннодневных видов впоследствии наблюдали многие исследователи [Крастина, 1952; Мошков, Михайлов, 1964].

Найдено также, что реакция прерывания темноты легко осуществляется в свободной от CO_2 атмосфере у короткодневного растения периллы и не происходит у длиннодневного растения абиссинской капусты [Мошков, Одуманова-Дулаева, 1972]. Это объясняется существом тех реакций, которые вызываются световым перерывом, а они глубоко различны: у короткодневных видов в темноте стабилизируются продукты фотосинтеза и для нарушения этого процесса достаточно краткого периода освещения; у длиннодневных видов в темноте идет распад продуктов фотосинтеза и для его предотвращения или восполнения необходим длительный период света, а возможно, и CO_2 атмосферы.

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЕ ГРУППЫ И ОСОБЕННОСТИ ИХ МЕТАБОЛИЗМА

Как показало все изложенное в этой главе, основные окислительно-восстановительные процессы в листе — фотосинтез и дыхание (световое и темновое) — играют специальную роль в фотопериодической индукции цветения. Это отчетливо выявилось в наших опытах [Чайлахян и др., 1977]: нарушение в листьях растений фотосинтеза и аэробного дыхания приводило к нарушению фотопериодической индукции цветения (рис. 73, 74). При этом ингибиторы аэробного дыхания не только тормозили развитие растений в условиях индуктивной длины дня, но и стимулировали развитие короткодневных и длиннодневных растений в условиях неиндуктивных фотопериодов. Ингибируя процесс аэробного дыхания или же фотосинтеза в то или иное время суток, оказалось возможным осуществить полную искусственную регуляцию фотопериодического процесса: затормозить цветение короткодневных и длиннодневных растений в условиях индуктивной длины дня и, наоборот, вызвать цветение в неиндуктивных условиях. Следовательно, фотосинтез и дыхание, помимо их общей роли в метаболизме, тесно связаны с осуществлением световых и темновых реакций фотопериодической индукции в листьях.

Сопоставление характера световых и темновых реакций фотопериодизма у короткодневных и длиннодневных видов приводит к следующим выводам. Световые фотосинтетические реакции, происходящие на сильном свете и в присутствии углекислоты, у всех растительных видов одинаковы и дают нестойкие, лабиль-

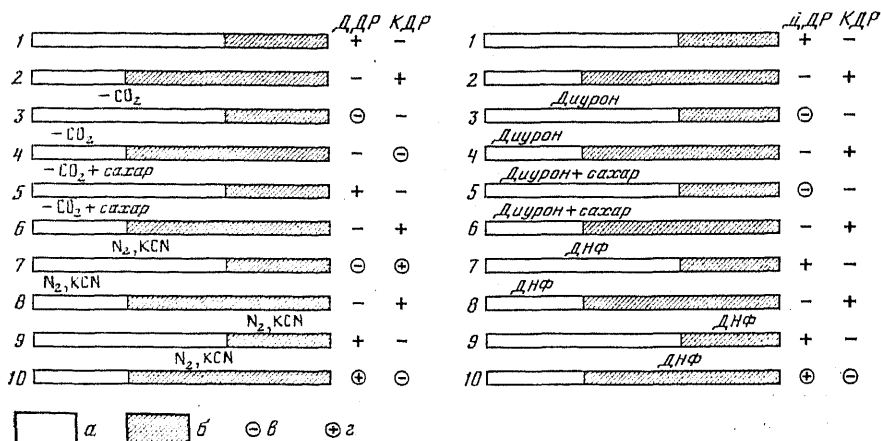


Рис. 73. Влияние ингибирования фотосинтеза и дыхания на зацветание растений длиннодневных (ДДР) и короткодневных (КДР) видов

а — свет; б — темнота; в — задержка цветения; г — стимуляция цветения: 1, 3, 5, 7, 9 — длинный 16-часовой день; 2, 4, 6, 8, 10 — короткий 8-часовой день; N₂ — атмосфера азота; —CO₂ — атмосфера без CO₂; KCN — атмосфера с цианистым калием

Рис. 74. Влияние обработки листьев ингибиторами окислительного и фотосинтетического фосфорилирования на зацветание растений длиннодневных и короткодневных видов

ДНФ — 2,4-динитрофенол. Остальные обозначения см. рис. 73

ные продукты фотосинтеза. Фотохимические окислительные реакции, происходящие во вторую половину дня, вызывают полный распад лабильных продуктов фотосинтеза у короткодневных видов и их слабый распад у длиннодневных; темновые реакции, происходящие в присутствии кислорода, вызывают полный распад продуктов фотосинтеза у длиннодневных видов и их слабый распад у короткодневных.

Помимо способности к распаду, получающиеся лабильные продукты фотосинтеза, необходимые для цветения растений, по-видимому, обладают способностью стабилизироваться, причем в силу различных внутриклеточных условий эта стабилизация у длиннодневных видов, вероятно, происходит на свету, а у короткодневных — в темноте.

Таким образом, у длиннодневных видов в условиях длинного дня на свету одновременно со слабым распадом части лабильных продуктов фотосинтеза, по-видимому, идет их стабилизация. У короткодневных видов слабый распад и стабилизация лабильных продуктов фотосинтеза идут в условиях короткого дня в темноте. У нейтральных видов лабильные продукты фотосинтеза подвергаются слабому распаду и стабилизации как на свету, так и в темноте. Во всех случаях получаются конечные стабильные продукты фотопериодизма, необходимые для зацветания растений, имеющие гормональную природу.

Условия прохождения световых и темновых реакций фотопериодизма у различных видов и их связь с такими основными физиологическими процессами, как фотосинтез, фотохимические превращения и темновое дыхание, наиболее кратко представлены на рис. 75. Данная схема указывает на направление процессов и их конечные возможные продукты, причем тот или иной процесс — стабилизация или распад — представляет собой, по-видимому, целую цепь различных превращений веществ [Чайлахан, 1953], конечным результатом которой является синтез веществ гормональной природы, являющихся регуляторами цветения растений.

Приспособление растительных видов к длине дня и их специализация связаны с различной направленностью обмена веществ, в частности с различной направленностью работы окислительно-восстановительных ферментных систем, обуславливающих у короткодневных видов сильный распад продуктов фотосинтеза на свету, а у длиннодневных видов — в темноте.

Экспериментальные данные, которые можно было бы привести в обоснование этого вывода, сравнительно невелики. В первую очередь следует вспомнить о давних опытах В. Н. Любименко и О. А. Щегловой [1927], в которых выяснилось, что у длиннодневных видов интенсивность дыхания сравнительно с интенсивностью фотосинтеза велика, тогда как у короткодневных видов это соотношение гораздо ниже. На основании именно этих опытов авторы пришли к выводу, что главным физиологическим отличием короткодневных видов от длиннодневных является различие в отношении интенсивности процессов дыхания к интенсивности процессов синтеза органического вещества — оно больше у длиннодневных видов и меньше у короткодневных.

Существенным указанием на различие в работе ферментативного аппарата длиннодневных и короткодневных видов на

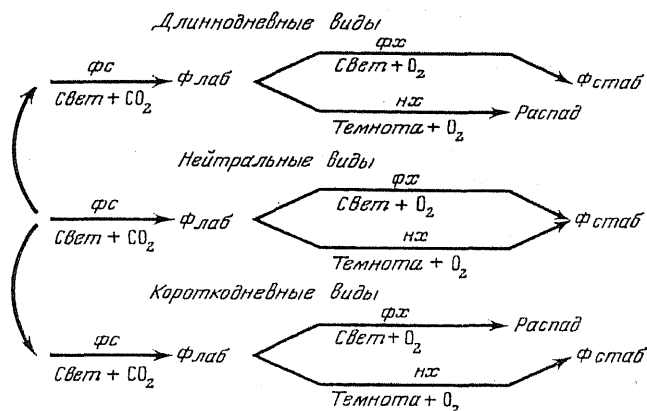


Рис. 75. Схема образования и стабилизации продуктов фотопериодической реакции в листьях нейтральных, короткодневных и длиннодневных видов

свету и в темноте являются факты, выявившиеся в исследованиях Грэнгера, Лайбаха [Grainger, 1938; Laibach, 1943] и нашем [1955a], — сильный распад крахмала в темноте у длиннодневных и слабый распад у короткодневных видов, и наоборот: слабый распад крахмала на непрерывном свете низкой интенсивности у длиннодневных и сильный распад у короткодневных видов.

В целом, по-видимому, у длиннодневных видов, адаптированных к цветению в условиях длинного дня, эволюционно сложились низкая скорость световых и высокая скорость темновых реакций фотопериодизма. Для создания благоприятного баланса световых и темновых реакций этим растениям в течение суток требуется длинный период света и короткий период темноты, т. е. длиннодневный фотопериодический цикл.

У короткодневных видов, адаптированных к цветению в условиях короткого дня, в ходе эволюции закрепились низкая скорость темновых и высокая скорость световых реакций, поэтому для их зацветания благоприятен длинный период темноты и короткий период света, т. е. короткодневный фотопериодический цикл.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изменения метаболизма, вызываемые фотопериодическим воздействием, являются материальной основой для биосинтеза в листьях растений разных фотопериодических групп тех гормональных факторов цветения, которые образуются в условиях благоприятной длины дня.

Как показал анализ фотопериодической регуляции цветения растений, фотопериодический процесс в листе состоит из цепи последовательных и сопряженных световых и темновых реакций, осуществляющихся в течение определенных часов светлого и темного периода суток.

Изучение зависимости световых реакций от интенсивности и спектрального состава света, а также от температуры и наличия CO_2 в воздухе показало, что они неоднородны. Световые реакции фотопериодизма, происходящие в первые 8–12 ч светового периода, нуждаются в интенсивном свете и присутствии CO_2 . Они тесно связаны с процессом фотосинтеза. Анализ экспериментальных и литературных данных дал основание прийти к выводу, что фотопериодизм всех растительных видов — нейтральных, длиннодневных, короткодневных и иных фотопериодических групп — начинается с фотосинтеза.

В отличие от световых реакций первой половины дня световые реакции, происходящие во второй половине светлого периода длиннодневного цикла, проходят на свете низкой интенсивности и не нуждаются в CO_2 , не зависят от наличия кислорода и угнетаются ингибиторами аэробной фазы дыхания. Детальное рассмотрение условий их прохождения привело к выводу, что эти световые реакции являются фотохимическими окисли-

тельными процессами, связанными, скорее всего, с осуществлением светового дыхания.

Наконец, темновые реакции, идущие на протяжении длинной ночи короткодневного цикла и сильно зависящие от температурных условий, пугдаются в наличии O_2 и угнетаются ингибиторами аэробного дыхания и, по всей вероятности, происходят при участии темнового дыхания.

В целом представление об участии фотосинтеза, дыхания на свету и в темноте в фотопериодической реакции у длиннодневных, короткодневных и нейтральных видов основано на предположении, что исходными для фотопериодического процесса в листе являются специализированные продукты фотосинтеза, образующиеся на свету в течение короткого дня или же в течение первой половины длинного дня. Затем у длиннодневных видов эти лабильные продукты стабилизируются в условиях длительного освещения и растения зацветают или же происходит распад этих продуктов в условиях длительной ночи короткодневного цикла. У короткодневных видов лабильные продукты фотосинтеза распадаются в условиях длинного дня или же стабилизируются в условиях короткодневного цикла, что и приводит к цветению этих растений.

Сопоставление особенностей световых и темновых реакций фотопериодизма у длиннодневных, короткодневных и нейтральных видов привело к представлению о том, что растения разных фотопериодических групп отличаются друг от друга по скорости световых и темновых реакций фотосинтеза, которая сложилась в ходе эволюции и последовательно закреплена в виде определенной активности соответствующих ферментных систем. В силу этого у растений разных групп образование веществ, необходимых для цветения, их стабилизация или распад происходят с неодинаковой интенсивностью на свету и в темноте суточных светотемновых циклов. Это в конечном итоге приводит к зацветанию длиннодневных растений на длинном дне, короткодневных — на коротком, а нейтральных — на любой длине дня.

ГИПОТЕЗА БИКОМПОНЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ФЛОРИГЕНА И КОНЦЕПЦИЯ ДВУХФАЗНОСТИ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ

В 1937 г. нами [Чайлахян, 1937] было выдвинуто представление о том, что зацветание растений связано с образованием в листьях веществ гормональной природы, которые до их разделения были объединены под названием «флориген». Это представление основывалось на многих опытах, в том числе и на опытах с прививками. В них было показано, что типичные растения короткодневных и нейтральных видов в условиях неблагоприятной длины дня цветут, если прививаются к индуцированным растениям или если к ним прививают части, срезанные с индуцированных или цветущих растений [Чайлахян, 1937; Мошков, 1937]. В дальнейших опытах было установлено, что короткодневные виды зацветают в условиях длинного дня за счет веществ, вырабатываемых в листьях привитых длиннодневных видов, и, наоборот, длиннодневные виды зацветают в условиях короткого дня за счет веществ, образующихся в листьях привитых короткодневных видов [Чайлахян, 1938б; Roberts, Struckmeyer, 1939; Melchers, 1939; Melchers, Lang, 1941; Lang, Melchers, 1943]. Таким образом, была установлена общность гормонов цветения у длиннодневных и короткодневных растений.

На протяжении последующих 20 лет были проделаны многочисленные опыты как нами, так и другими исследователями по извлечению из различных растений гормонов цветения и обнаружению их в экстрактах с помощью биологических реакций. Но все эти попытки остались безрезультатными. Несмотря на дальнейшее успешное обоснование гормональной концепции, прямых доказательств наличия гормонов цветения и данных о их химической природе получено не было.

Вопрос о природе гормонов цветения долгое время оставался нерешенным, лишь спустя 20 лет к этому вопросу вновь появился большой интерес и на съезде Американского общества физиологов в 1957 г. был заслушан и обсужден доклад Боньера «Состояние проблемы флоригена». Причина вновь возросшего интереса к проблеме флоригена, т. е. к гормональным фак-

торам цветения, несомненно, заключалась в открытии гиббереллинов. Это открытие явилось выдающимся достижением в учении о развитии растений, так как дало в руки человека могучее средство управления ростом и развитием растений [Kurosawa, 1926; Yabuta, Sumiki, 1938; Yabuta, Hayashi, 1939; Stowe, Yamaki, 1957, 1959; Stodola, 1958; Brian, 1959]. Вместе с тем оно стало пробным камнем для проверки достоверности тех гипотез и теоретических обобщений, которые в разное время были высказаны по поводу причин зацветания растений, ибо появление новых важных фактов всегда вызывает переворот в теоретических взглядах и пробуждает к жизни новые идеи.

Совершенно естественно, что открытие гиббереллинов имело самое прямое отношение и к тому представлению о гормонах цветения растений (или флоригене), которое было выдвинуто нами.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ГИББЕРЕЛЛИНОВ

Обнаружение гиббереллинов связано с исследованием выделений грибка *Gibberella fujikuroi* Saw., паразитирующего на растениях риса и вызывающего болезнь «дурных побегов», или «баканае». Характерным ранним симптомом этой болезни является удлинение сеянцев риса, благодаря чему они превосходят в росте здоровые сеянцы, а в более поздних стадиях грибная инфекция вызывает некроз тканей и растения погибают.

Впервые в 1926 г. Куросава [Kurosawa, 1926] показал, что подобные симптомы удлинения сеянцев появляются в том случае, если корни риса обрабатывают фильтратами из жидких культур *G. fujikuroi*, не содержащими клеток. Спустя несколько лет Ябута, Сумики и Хаяши [Yabuta, Sumiki, 1938; Yabuta, Hayashi, 1939] получили из выделений этого грибка в чистом виде активное вещество, или гиббереллин A_1 , а еще позднее Кёртис и Кросс [Curtis, Gross, 1954] изолировали другое активное вещество — гиббереллин A_2 , или гибберелловую кислоту.

В настоящее время выделено уже более 70 гиббереллинов [MacMillan, 1985]. Все они являются органическими кислотами и представляют собой группу близких по строению тетрациклических карбоновых кислот, относящихся к классу дитерпенов. Строение и свойства гиббереллинов рассмотрены в монографии Г. С. Муромцева и В. Н. Агнестиковой [1984].

Наличие 8 асимметричных атомов углерода и свыше 250 оптических изомеров делает синтез гиббереллинов весьма сложным, поэтому для получения достаточных количеств препаратов был разработан ферментативный способ получения гиббереллинов с использованием в качестве продуцентов этих веществ грибка *Fusarium moniliforme* Sheld (половой стадией этого грибка является *G. fujikuroi* Saw.) [Stodola et al., 1955].

Физиологическая активность гиббереллинов очень велика: они действуют на растения в очень малых количествах, исчисляемых в микрограммах. Гиббереллины являются не только продуктами обмена микроорганизмов, но и естественными метаболитами высших растений, играющими регуляторную роль в физиологических процессах у растений. Гиббереллины составляют особую группу фитогормонов и отличаются от других гормонов растений не только по химическому строению, но и по своему физиологическому действию. Они усиливают рост вегетативных и генеративных органов, порой значительно изменяя их форму, прерывают период покоя, ускоряют цветение и плодоношение растений, вызывают образование бессемянных плодов и обуславливают специфические изменения в обмене веществ и направленности физиологических процессов. Гиббереллины вскрывают у растений такие богатые потенциальные возможности роста и развития, какие до их открытия оставались в скрытом состоянии.

ВЛИЯНИЕ ГИББЕРЕЛЛИНОВ НА РОСТ И ЦВЕТЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Особый интерес в проблеме гормональных факторов цветения представляют исследования по влиянию гиббереллинов на рост и цветение растений. Вначале было установлено, что гиббереллины оказывают ярко выраженное стимулирующее действие на рост сеянцев многих однолетних и многолетних растений [Yabuta, Hayashi, 1939; Kato, 1953; Brian et al., 1954; Marth et al., 1956], причем особенно сильную реакцию выявили карликовые формы таких растений, как горох, кукуруза и др. [Brian, Hemming, 1955; Phinney, 1956].

Совершенно новый эффект был получен в опытах Ланга [Lang, 1956a, b, c] — сеянцы двухлетников белены (*Hyoscyamus niger*) после обработки смесью гиббереллинов A_1 и A_3 образовали стебли на длинном дне и зацвели на первом году жизни. В дальнейшем в целом ряде исследований было показано не менее сильное действие гиббереллинов на цветение других растений [Чайлахян, 1958в, г; Lona, 1956a, b; Bunsow, Harder, 1956; Lang, 1957; Carr et al., 1957; Harrington et al., 1957; Wittwer, Bucovac, 1957; Wittwer et al., 1957; Harder, Bunsow, 1958; Marth et al., 1956; Sargar, 1958].

Все эти исследования отличаются полным совпадением полученных результатов, несмотря на разнообразие исследованных видов и различия в условиях проведенных опытов. Прежде всего в них было показано, что гиббереллины обладают ярким стимулирующим действием на рост стебля растений. У всех испытанных видов независимо от их принадлежности к той или иной фотопериодической группе в условиях как короткого, так и длинного дня обработка гиббереллином значительно усилива-

Рис. 76. Рост конопля сорта Южная Чуйская под влиянием гиббереллина в условиях длинного дня (фото 28.IX 1959 г.)

а — растения опрыскивали водой (контроль) — высота 2½ м; б — растения опрыскивали растворами гиббереллина — высота 5 м

да вытягивание стебля. Этот общий для растений разных биотипов эффект гиббереллинов отчетливо виден на рис. 76, 77.

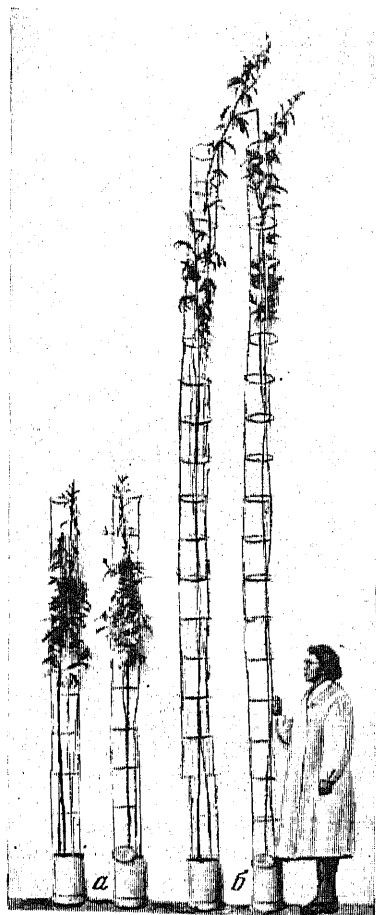
В то же время в действии гиббереллинов на цветение растений не наблюдалось такого одностороннего эффекта.

Все испытанные длиннодневные виды под влиянием гиббереллинов образовали побеги, бутонизировали и цвели в условиях короткого дня — табак Сильвестрис, рудбекия, белена однолетняя, фасоль декоративная (*Phaseolus multiflorus*), *Samolus parviflorus*, *Crepis tectorum* и *C. leontodoides*, смолевка (*Lapsana communis*), *Bryophyllum crenatum* и *B. daigremontianum*, *Adonis flammeus*, *Arabidopsis*, петуния, укроп, редис, салат, шпинат и некоторые др.

Сеянцы озимых форм, двухлетников и некоторых травянистых многолетников под влиянием гиббереллинов начинали формировать стебли, а затем цвели и плодоносили в условиях длинного дня и без воздействия пониженных температур — озимый рапс, озимый салат, озимый салат-эндивий, озимая форма *Arabidopsis thaliana*, *Centaurea minus*, белена двухлетняя, морковь, петрушка, капуста, репа, свекла, брюква и золотая розга.

Все испытанные короткодневные виды под влиянием гиббереллинов не бутонизировали и не цвели в условиях длинного дня, оставаясь в фазе вегетативного роста, — дурнишник (*Xanthium saccharatum*), соя Билокси и Харбинская, калахое (*Kalanchoe blossfeldiana*), табак Мамонт, перилла красная и просо.

Из этого сопоставления с полной очевидностью вытекает следующий вывод: гиббереллины вызывают зацветание длиннодневных видов в условиях короткого дня, заменяя фотопериодическую индукцию длинным днем, и зацветание сеянцев озимых форм и двухлетников на первом году жизни, заменяя



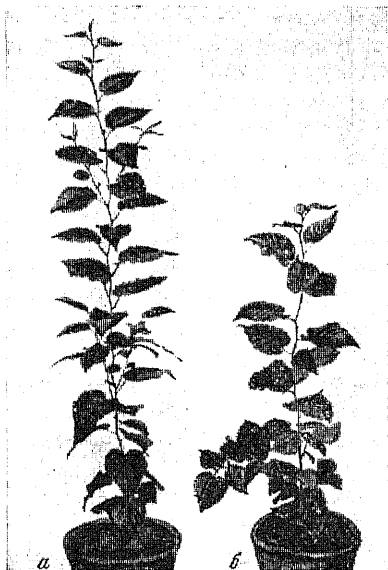


Рис. 77. Влияние гиббереллина на рост сеянцев абрикоса (фото 28.VIII 1957 г.)

а — растение, получившее 440 мкг гиббереллина, интенсивно растет и образует боковые побеги; *б* — контрольное растение, растет слабее. Через 44 дня после начала опыта

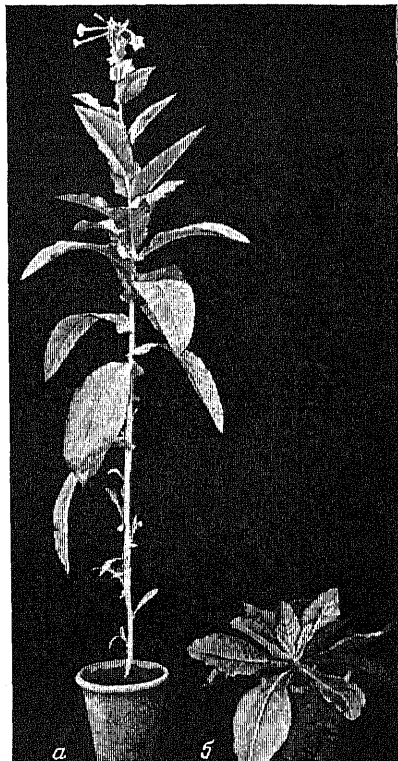


Рис. 78. Влияние гиббереллина на рост и развитие табака Сильвестрис в условиях короткого дня (фото 21.IX. 1957 г.)

а — растение, получившее 600 мкг гиббереллина, цветет; *б* — контрольное растение в фазе розетки. Через 107 дней после начала опыта

яровизацию, но не могут вызвать зацветание короткодневных видов в условиях длинного дня.

В полной мере это выявилось и в наших опытах [Чайлахян, 1958в, г, д], в которых исследовали длиннодневные и короткодневные виды, одну озимую форму, а также сеянцы многолетних пород. В условиях короткого дня под влиянием гиббереллинов табак Сильвестрис и рудбекия образовали стебли, цвели и плодоносили, фасоль декоративная цвела, а овес сорта Победа образовал стебли и метелки, тогда как контрольные растения оставались в фазе розетки и вегетативного роста (рис. 78—80).

Растения озимого рапса и многолетника золотой розги на первом году жизни при воздействии гиббереллином в условиях длинного дня образовали стебли, цвели и плодоносили, а в условиях короткого дня стрелковались без яровизации, тогда как контрольные растения оставались в розеточной фазе (рис. 81).

В то же самое время короткодневные виды в условиях длин-

Рис. 79. Влияние гиббереллина на рост овса сорта Победа в условиях короткого дня
(фото 13.VIII 1957 г.)

- а* — растение, получившее 300 мкг гиббереллина, в фазе стеблевания;
б — контрольное растение, в фазе начала стеблевания. Через 40 дней после начала опыта



Рис. 80. Рост и развитие рудбекии под влиянием гиббереллина в условиях короткого дня

- а* — растение получило 150 мкг гиббереллина, образовало стебель, а затем бутон;
б — контрольное растение в фазе розетки. Через 23 дня после начала опыта



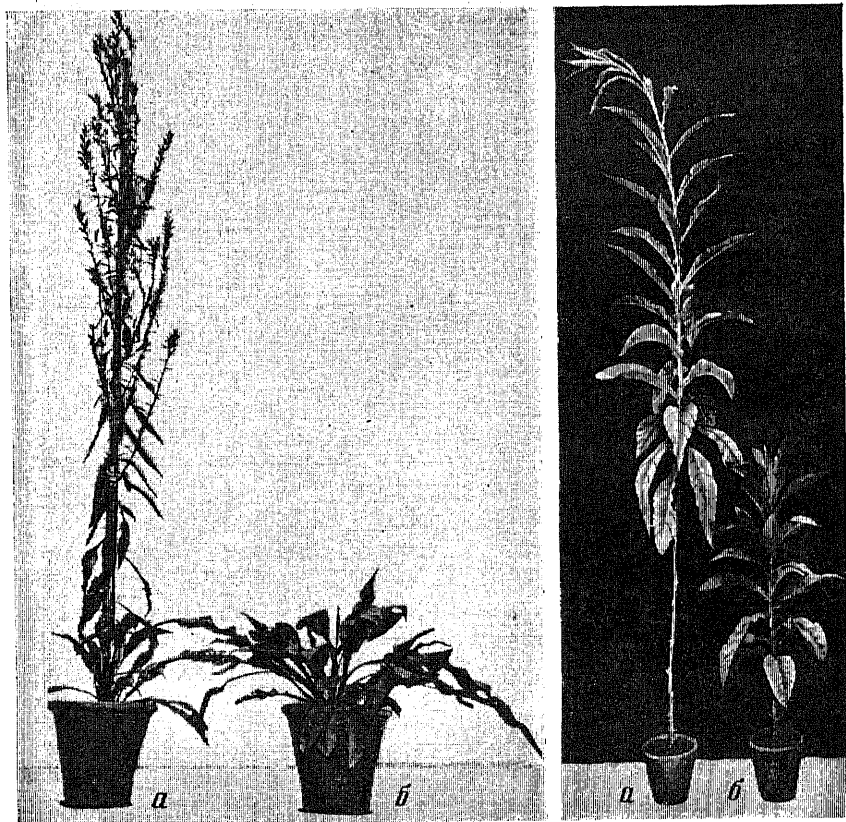


Рис. 81. Цветение многолетника золотой розги в условиях длинного дня и без воздействия пониженных температур (фото 6.XII 1957 г.)

a — растение, получившее 1800 мкг гиббереллина, цветет; *б* — контрольное растение в фазе розетки

Рис. 82. Влияние гиббереллина на рост и развитие табака Мамонт в условиях длинного дня (фото 21.IX 1957 г.)

a — растение, получившее 900 мкг гиббереллина, вегетирует; *б* — контрольное растение, вегетирует. Через 107 дней после начала опыта

ного дня — табак Мамонт и перилла красная — под влиянием гиббереллина значительно усилили рост стебля, но оставались в фазе вегетативного роста, а соя Харбинская и просо Японское не ускорили цветения и перешли к генеративному развитию одновременно с контрольными растениями (рис. 82, 83).

Таким образом, гиббереллины оказались веществами, активно влияющими на генеративное развитие длиннодневных яровых и озимых видов и не влияющими на генеративное развитие короткодневных видов. Сразу же выявилось резко выраженное

Рис. 83. Рост периллы под влиянием гиббереллина в условиях длинного дня (фото 13.VIII 1957 г.)

а — растение получило 200 мкг гиббереллина; б — контроль. Оба растения вегетируют. Через 40 дней после начала опыта

различие в действии гиббереллинов на растения различных фотопериодических групп.

В следующих опытах решался вопрос, влияет ли экзогенный гиббереллин непосредственно на процессы, совершающиеся в меристематических тканях стеблевых верхушек, или он подвергается превращениям в листьях и потом уже поступает в ткани стеблевых верхушек. Для этого сравнивали действие на рост и цветение короткодневного растения

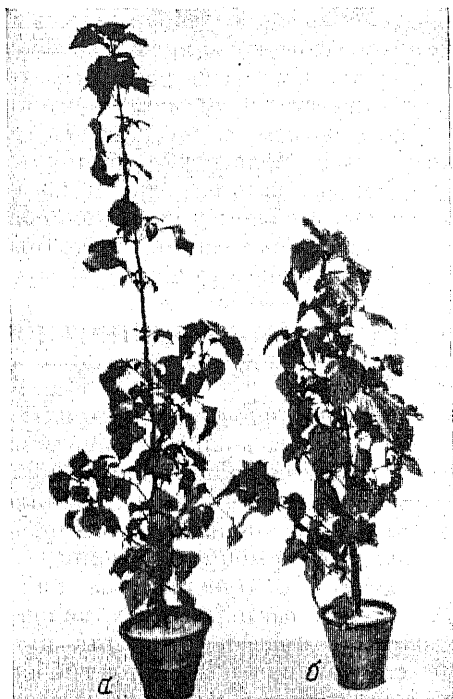
периллы и длиннодневного рудбекии двух различных способов нанесения гиббереллина. В одном случае раствором гиббереллина обрабатывали лист растения, в другом — его стеблевую почку.

Проведенный опыт с живыми моделями растений периллы (рис. 84) и рудбекии (рис. 85) показал, что при непосредственном воздействии гиббереллином на стеблевую верхушку реакция роста и цветения протекает более интенсивно, чем при воздействии на лист, следовательно, экзогенный гиббереллин не подвергается каким-либо превращениям в листьях на длинном и коротком дне, а непосредственно влияет на процессы, происходящие в тканях стеблевой верхушки.

Кроме того, проведенный опыт показал, что у рудбекии образованию цветков всегда предшествуют образование и рост стебля, причем существует общая прямая корреляция между скоростью роста стебля и скоростью образования бутонов.

Сопоставление данных по влиянию гиббереллинов на растения с результатами опытов с прививками показывает, что гиббереллины не являются гормонами цветения, имеющими общую природу для длиннодневных и короткодневных видов, и поэтому возникла задача выяснения взаимоотношения между гиббереллинами и флоригеном.

Для решения этого вопроса нами был проведен общий критический анализ уже имеющихся экспериментальных данных, как собственных, так и других авторов. Он показал, что у длин-



ноднечных видов образование и рост стеблей тесным образом связаны с образованием цветочных органов и обязательно предшествуют цветению растений, тогда как у короткодневных видов этой связи не наблюдается, так как они образуют стебли и на коротком, и на длинном дне. Кроме того, у длиннодневных видов образование цветочных органов и цветение происходят как на длинном, так и на коротком дне при условии, если идет рост стеблей; у короткодневных видов рост стеблей не предопределяет образования цветочных органов, и они на длинном дне не зацветают (рис. 86).

ГИПОТЕЗА ВИКОМПОНЕНТНОСТИ КОМПЛЕКСА ФЛОРИГЕНА

Результаты приведенных опытов говорят о том, что вряд ли гиббереллины можно рассматривать в качестве веществ, которые у длиннодневных видов вызывают цепь реакций, непосредственно ведущих к образованию флоригена. Более вероятным является предположение о том, что они входят в состав общего комплекса гормонов цветения в виде группы веществ, которых не достает длиннодневным видам в условиях короткого дня. А так как растения этих видов в условиях короткого дня находятся в фазе розеток или имеют очень укороченные стебли, то следует признать, что гиббереллины являются веществами, которые влияют главным образом, а может быть, и исключительно на формирование и рост стеблей.

Способность длиннодневных видов под влиянием гиббереллинов не только образовать стебли, но и цвести в условиях короткого дня свидетельствует о том, что в их листьях вырабатываются вещества, необходимые для образования цветочных органов, не только в условиях длинного, но и в условиях короткого дня. Действие этих веществ у розеточных видов не проявляется вовсе, а у видов с медленно растущим укороченным стеблем проявляется поздно. Сеянцы двухлетних растений первого года жизни и некоторые озимые формы, не будучи яровизированы, под влиянием гиббереллинов также образуют стебли, цветут и плодоносят на длинном дне, а на коротком дне у них наблюдается только формирование и рост стеблей. Это свидетельствует о том, что в условиях длинного дня они содержат вещества, необходимые для образования репродуктивных органов, но им не хватает гиббереллинов; в условиях же короткого дня у них нет ни веществ, необходимых для образования цветочных органов, ни гиббереллинов.

Все короткодневные виды как на длинном, так и на коротком дне всегда формируют стебли и, следовательно, не испытывают недостатка в гиббереллинах как веществах, влияющих на формирование стеблей. В условиях длинного дня под влиянием гиббереллинов они не цветут, а в условиях короткого дня их цветение идет примерно одновременно с цветением контроль-

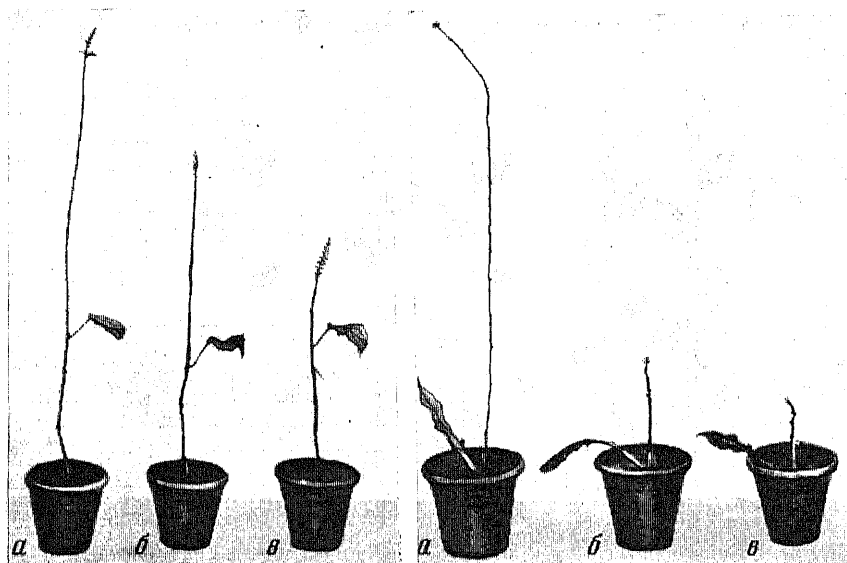


Рис. 84. Влияние способа введения гиббереллина на рост стеблей и цветение периллы красной в условиях короткого дня

Раствор гиббереллина наносился на верхушку стебля растения (а), на лист (б); контроль (в)

Рис. 85. Влияние способа введения гиббереллина на рост стеблей и цветение рудбекии в условиях длинного дня

Раствор гиббереллина наносился на верхушку стебля растения (а), на лист (б), контроль (в). Все растения цветут. Через 23 дня после начала опыта

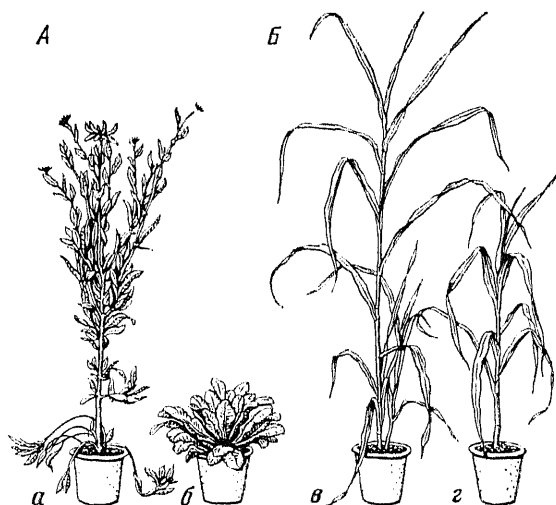


Рис. 86. Влияние гиббереллина на рост и цветение рудбекии и проса

А — рудбекия в условиях короткого дня;

а — верхушечную почку растений обрабатывали раствором гиббереллина; б — контроль.

Б — просо в условиях длинного дня; в — верхушечную часть растения обрабатывали раствором гиббереллина, з — контроль

Короткодневный

Нейтральный

Длиннодневный

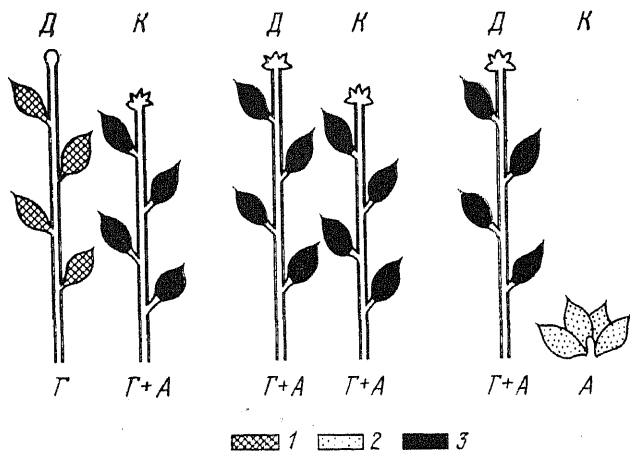


Рис. 87. Схема образования гормонов цветения у различных растительных видов (1958 г.)

1 — гиббереллины, 2 — антезины, 3 — флориген

ных растений. Короткодневным видам в условиях длинного дня не хватает той группы веществ, которые влияют непосредственно на образование цветков, и чего гиббереллины возместить не могут.

Нейтральные виды, являющиеся психодными и не специализированными, способны к образованию стеблей и цветочных органов в условиях как длинного, так и короткого дня и имеют в достаточном количестве как гиббереллины, так и вещества, необходимые для образования цветочных органов.

Таким образом, в состав гормонов цветения, общих для всех растительных видов, или флоригена, входят гиббереллины и вещества, необходимые для образования непосредственно цветочных органов. В свое время Н. Г. Холодный [1938], подвергая критике наш термин «флориген», предложил для обозначения гормона, влияющего на образование цветков, термин «антезин». Можно смело принять этот термин, однако не для замены им флоригена, а для обозначения той группы веществ, которая необходима для образования цветочных органов и которая входит в состав флоригена. Кратко говоря, можно полагать, что флориген состоит из двух групп гормональных веществ — гиббереллинов и антезинов.

Соотношение гиббереллинов и антезинов у нейтральных, короткодневных и длиннодневных видов представлено в виде схемы на рис. 87.

Схема показывает, что цветение нейтральных, короткодневных и длиннодневных видов происходит в том случае, если

из листьев растений в стеблевые почки передвигаются 2 группы веществ, вместе составляющие флориген (комплекс гормонов цветения, общий для всех видов), — гиббереллины и антезины. Отсутствие цветения длиннодневных видов на коротком дне обусловлено недостатком гиббереллинов, отсутствие цветения короткодневных видов на длинном дне — недостатком антезинов.

В целом на основании всех этих данных возникло представление о том, что в состав гормонов цветения, или комплекса флоригена, входят 2 группы веществ, образующихся в листьях: 1) гиббереллины, необходимые для образования и роста цветочных стеблей, 2) вещества, необходимые для образования цветков и предположительно названные антезинами. Вместе с тем стало ясно, что длиннодневные виды не цветут на коротком дне в связи с недостатком гиббереллинов, тогда как задержка цветения короткодневных видов на длинном дне обуславливается недостатком антезинов [Чайлахян, 1958а, г].

ГИББЕРЕЛЛИНЫ И АНТЕЗИНЫ КАК ГОРМОНАЛЬНЫЕ ФАКТОРЫ ЦВЕТЕНИЯ

Представление о бикомпонентности флоригена было основано на фактах, полученных в 1950—1960-е годы в результате изучения влияния гиббереллинов на рост и развитие растений и сопоставления полученных результатов с данными прививочных опытов с короткодневными и длиннодневными видами. Это объяснение, конечно, требовало дальнейшего экспериментального и теоретического подтверждения.

Однако долгое время имелись лишь косвенные данные, которые можно было привести в обоснование сделанного нами предположения.

Так, в наших опытах [Чайлахян, 1956а, б) выяснилось, что при наличии листьев, находящихся в условиях благоприятной длины дня, задерживающее цветение действие длиннодневных листьев у короткодневного вида — периллы красной — значительно сильнее, чем такое же действие короткодневных листьев у длиннодневных видов — горчицы, редиса и рудбекии. Это различие, по-видимому, связано с тем, что у периллы задерживается передвижение в стеблевую верхушку одних веществ — антезинов, а у рудбекии и других длиннодневных видов — гиббереллинов.

Еще со времени открытия фотопериодизма [Garner, Allard, 1920] стало известно, что длина дня по-разному влияет на процессы вегетативного роста и генеративного развития и, как показали наши опыты [Чайлахян, 1937], у длиннодневных видов усиление и ослабление вегетативного роста на длинном и коротком дне совпадают с ускорением и задержкой цветения, тогда как у короткодневных видов усиление вегетативного роста на длинном дне идет при задержке цветения, а ослабление рос-

Рис. 88. Цветение двухлетней белены на первом году жизни при прививке ее на растение короткодневного вида — табака Мамонт в условиях длинного дня

А — через 45 дней после прививки;

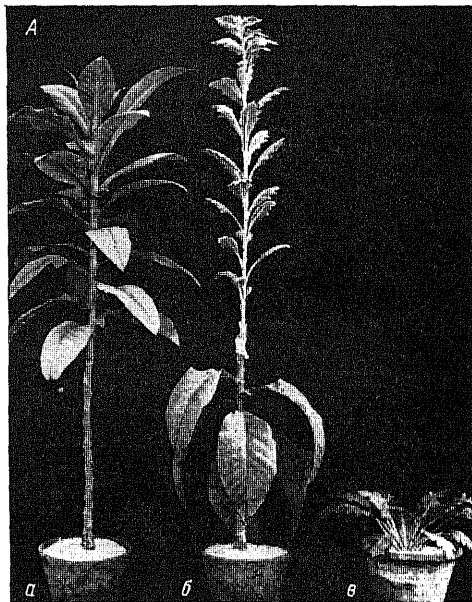
Б — через 65 дней после прививки.

а — растение короткодневного табака Мамонт (подвой);

б — прививка белены на табак;

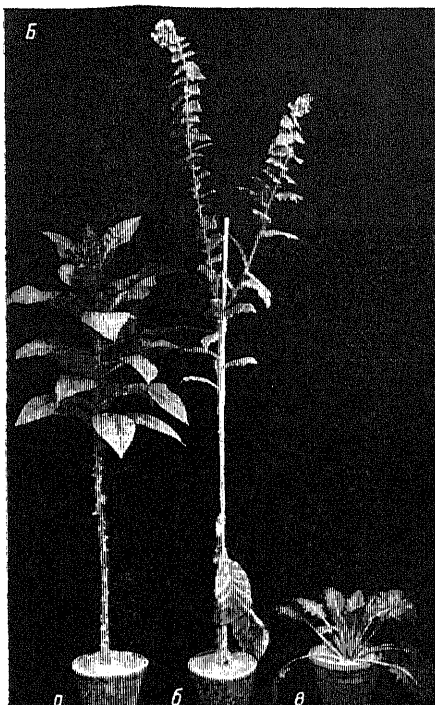
в — растение двухлетней белены (привой)

та на коротком дне происходит при ускорении цветения. Это вполне согласуется с представлением о том, что у длиннодневных видов зацветание связано с усилением образования и роста стебля под влиянием гиббереллинов, тогда как цветение короткодневных видов лимитируется дефицитом другого компонента комплекса флоригена — веществ группы антезинов.



Одним из косвенных доказательств бикомпонентности флоригена являются и результаты наших опытов с прививкой розеток двухлетней белены на декапитированные вегетирующие растения табака Мамонт. В условиях длинного дня у части прививок привой — розетки белены — стрелковали, бутонизировали и цвели в отличие от контрольных экземпляров, оставшихся в фазе розетки (рис. 88). Известно, что розеточные сеянцы двухлетней белены на первом году жизни при воздействии раствором гиббереллина переходят к стрелкованию и цветению. Очевидно, что в результате прививки природные гиббереллины из листьев табака передвигаются в привой белены и индуцируют их генеративное развитие. Эти результаты находят объяснение в предлагаемой схеме бикомпонентности флоригена.

Одним из веских косвенных доказательств в пользу представления о бикомпонентности флоригена явились также данные по сравнительному изучению условий передвижения гиббереллинов и антезинов в опытах с периллой красной, проведенных нами совместно с Л. П. Хлопенковой [Чайлахян, Хлопенкова, 1972]. В одной группе растений смачивали нижние листья слабым раствором гиббереллина и изучали его передвижение в верхние побеги, причем критерием скорости передвижения являлся рост побегов. В другой группе нижние листья подвергали воздей-



вию короткого 9-часового дня и изучали передвижение веществ типа антезина в верхние побеги; критерием передвижения в этом случае являлось зацветание побегов. По идентичной схеме изучалось передвижение гиббереллинов и веществ типа антезина из верхних листьев в нижние побеги. В дополнение к этому у части растений проводили кольцевание между листьями и побегами. Данные этих опытов (рис. 89) показали, что передвижение гиббереллина снизу вверх идет значительно быстрее, чем сверху вниз, и осуществляется не только по флоэме, но и по ксилеме; передвижение же веществ типа антезина идет одинаково в обоих направлениях и осуществляется только по флоэме. Такие существенные различия в условиях транспорта

гиббереллина и веществ типа антезина подтверждают концепцию о существовании различных групп гормонов цветения, входящих в комплекс флоригена.

Наиболее важным доказательством в обосновании представления о бикомпонентности флоригена было бы выделение гиббереллиноподобных веществ или природных гиббереллинов из листьев растений короткодневного вида, находящихся в условиях длинного дня, и воздействие ими на растения длиннопдневного вида, которое привело бы к их цветению в условиях короткого дня, а также выделение веществ типа антезинов из листьев растений длиннопдневного вида, находящихся в условиях короткого дня, и такая обработка ими растений короткодневного вида, которая привела бы их к цветению в условиях длинного дня.

Такие доказательства нами были получены позднее (см. гл. XV).

СВЯЗЬ ТРОФИЧЕСКИХ И ГОРМОНАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ В РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ

Теория бикомпонентности флоригена предполагает полное сохранение всех рассмотренных нами ранее представлений [Чайла-хян, 1955а, б, в; 1956а] о характере реакций, лежащих в основе

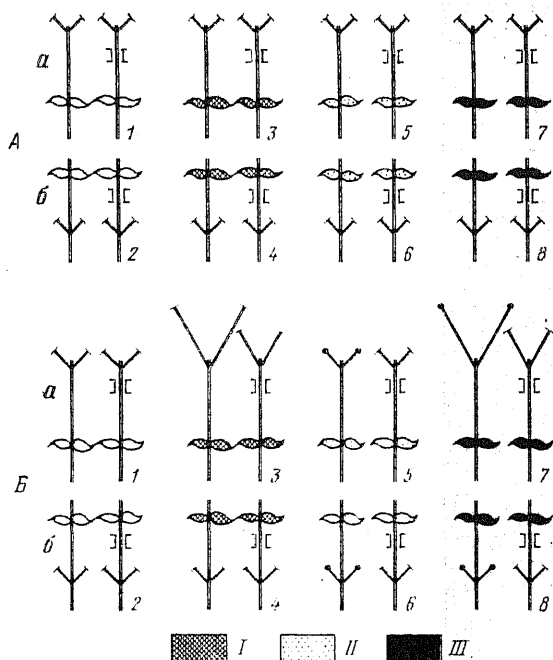


Рис. 89. Передвижение гиббереллинов и веществ типа антезинов

А — состояние побегов в начале опыта; Б — состояние побегов в конце опыта. а — передвижение гормонов из нижних листьев в верхние побеги; б — передвижение гормонов из верхних листьев в нижние побеги. 1, 2 — контроль; 3, 4 — передвижение гиббереллинов; 5, 6 — передвижение антезинов; 7, 8 — передвижение гиббереллинов и антезинов одновременно. I — гиббереллин, II — антезин, III — гиббереллин+антезин

фотопериодизма, и их связи с основными физиологическими процессами. Более того, гипотеза бикомпонентности флоригена, как нам кажется, дает новую, более широкую основу для понимания тех различий, которые существуют между нейтральными, короткодневными и длиннодневными видами, а также для определения дальнейших путей всестороннего исследования онтогенеза растений, в частности перехода растений от вегетативного роста к цветению и плодоношению.

В то же время сама гипотеза бикомпонентности находит новое подтверждение в тех данных, которые были получены при исследовании роли трофических факторов в регуляции цветения длиннодневных и короткодневных видов.

В подробно рассмотренных в гл. V опытах с внесением азотных удобрений в субстрат и с искусственным введением сахаров в растения и выдерживанием их в темноте было показано, что если цветение длиннодневных видов осуществляется при недостаточном количестве азотных соединений и избытке углеводов, то цветению короткодневных видов, наоборот, способствуют богатое азотное питание и относительно низкое содержание углеводов. Эти данные говорят о том, что зацветание длиннодневных и короткодневных видов проходит на фоне неодинаковой направленности их углеводного и белкового метаболизма. Совершенно очевидно, что изменения в характере углеводно-белкового обмена, которые сами по себе не являются внутренними

причинами, обуславливающими процессы зацветания растений, вместе с тем тесно связаны с биосинтезом гормональных факторов цветения. Нетрудно видеть, что усиление углеводного обмена в листьях длиннодневных видов и обмена азотсодержащих веществ в листьях короткодневных видов при переходе их к цветению вполне соответствует представлению о том, что цветение длиннодневных и короткодневных растений связано с активацией биосинтеза разных компонентов бикомпонентного гормонального комплекса флоригена.

Как было детально рассмотрено в гл. VI, на основании изучения световых и темновых процессов фотопериодизма [Чайлахян, 1956а; Аксенова и др., 1972] стало возможным установить связь световых и темновых реакций с фотосинтезом, дыханием и фотохимическим процессом.

В целом это изучение показало, что фотопериодическая индукция у растений короткодневных и длиннодневных видов связана с двумя различными, но как бы дополняющими друг друга направлениями метаболизма: у растений короткодневных видов она связана с усилением реакций темнового дыхания, у длиннодневных — с интенсификацией фотохимических окислительных реакций [Чайлахян, 1964]. При этом комплементарность изменений метаболизма листьев во время фотопериодической индукции, по всей вероятности, связана с комплементарностью гормональных факторов цветения, синтезирующихся в листьях короткодневных и длиннодневных видов под влиянием благоприятной длины дня, — гиббереллинов в случае длиннодневных и антезинов в случае короткодневных растений (рис. 90).

Суммируя все сказанное, можно представить себе такую общую картину значения трофических и гормональных факторов в цветении растений.

Цветение длиннодневных видов происходит на длинном дне; оно ускоряется при увеличении содержания углеводов и относительно низком содержании азотных соединений и задерживается при распаде ассимилятов в условиях длительной темноты. Цветению способствуют процесс фотофосфорилирования, а также те звенья дыхательного процесса, которые активируются светом и преобладают в условиях длинного дня; вместе с тем оно ускоряется при повышении содержания в стеблевых почках ауксинов; решающее влияние на зацветание оказывает повышение содержание в листьях гиббереллинов.

Цветение короткодневных видов, наоборот, происходит на коротком дне и ускоряется при повышении содержания азотных соединений и меньшем содержании углеводов и задерживается при накоплении ассимилятов на свету. Цветению способствуют процесс окислительного фосфорилирования и те звенья дыхательного процесса, которые активируются в темноте и преобладают в условиях длительного темнового периода короткодневного цикла, а также накопление ингибиторов роста. Вместе с тем оно задерживается при повышении в стеблевых почках содержания

В первый период фотопериодизма протекает фотосинтез в условиях интенсивного света и присутствия углекислоты. Во второй период возникающие в длиннодневном цикле ассимиляты в результате превращений, связанных с дыханием на свету, при наличии кислорода дают метаболиты ДД-цикла; в короткодневном цикле в результате превращений, связанных с дыханием в темноте, при наличии кислорода дают метаболиты КД-цикла

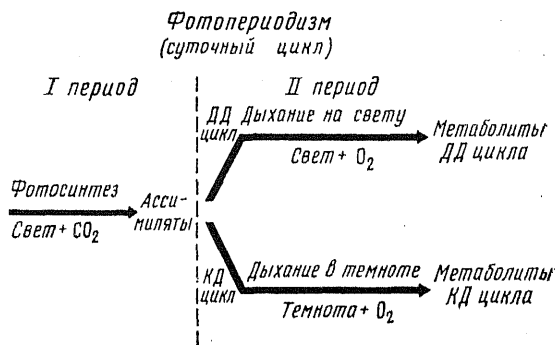


Рис. 90. Связь фотопериодизма с фотосинтезом и дыханием в суточном цикле

ауксинов; решающее значение для зацветания короткодневных видов имеют вещества типа антезинов, образующихся в листьях.

Представленная картина показывает, что между трофическими и гормональными факторами существует тесная связь, поскольку они являются звеньями общего обмена веществ. При любых условиях внешней среды в тканях растений длиннодневных, короткодневных и нейтральных видов имеются метаболиты, необходимые для зацветания, однако цветение наступает лишь в тех случаях, когда их содержание и интенсивность обмена достигают известного уровня. Определяющую роль при этом играют не обычные промежуточные, а специализированные конечные продукты метаболизма — гиббереллины и вещества типа антезинов.

В этом сопоставлении трофических и гормональных факторов привлекает внимание то обстоятельство, что у всех растительных видов независимо от характера их фотопериодической реакции под влиянием одной и той же длины дня изменения в динамике содержания метаболитов оказываются однозначными и идут в одном и том же направлении, хотя и с различной скоростью.

Для иллюстрации этого положения можно привести данные, полученные в нашей лаборатории в разные годы [Чайлахия, 1964; Аксенова и др., 1973], по усилению некоторых сторон метаболизма в листьях у ряда короткодневных и длиннодневных видов растений на разной длине дня:

В условиях длинного дня

Углеводы

Дыхание, лабильное к цианиду и азиду

В условиях короткого дня

Азотсодержащие соединения

Дыхание, устойчивое к цианиду и азиду

Полифенолоксидазная активность	Пероксидазная активность
Фотохимическая активность хлоропластов	Стимуляция дыхания субстратами окисления
Содержание ауксинов	Содержание ингибиторов роста
Содержание гиббереллинов	Содержание антезинов

Это подводит нас к существенной закономерности: с одной стороны, у всех растений изменения в содержании питательных и регуляторных веществ происходят под влиянием длины дня в одном направлении; с другой — одни растения зацветают на длинном, другие — на коротком дне. Отсюда вытекает вывод, что переходу к генеративному развитию и образованию цветков у длиннодневных и короткодневных видов предшествует неопи-
 паковый обмен веществ, а это с общепарабиологической точки зрения совершенно неприемлемо. Эти данные находят свое полное объяснение как в гипотезе бикомпонентности флоригена, так и в выдвинутом на ее основе представлении о двухфазности цветения растений.

ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ДВУХФАЗНОСТИ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ И ЗАГАДКА ФОТОПЕРИОДИЗМА

Открытие фотопериодизма сыграло выдающуюся роль в учении о развитии растений и вместе с тем к многим загадкам природы прибавило еще одну, лежащую в самой основе фотопериодизма. Это диаметрально противоположная реакция длиннодневных и короткодневных видов на длину дня — дуализм в их поведении, как писал Максимов [1929] в своем первом обзоре по фотопериодизму. Поразительная двойственность фотопериодической реакции находила все большее подтверждение по мере накопления новых фактов для представителей различных видов, родов и семейств растений. Основное затруднение при решении загадки фотопериодизма заключалось в том, что необходимо было дать объяснение реакции этих двух групп растительных видов с точки зрения общих законов физиологии растений.

Для решения этого затруднения необходимо применение исторического, или эволюционного, подхода к трактовке физиологических явлений [Тимирязев, 1892]. Изучение фотопериодической реакции растений различного географического происхождения и распространения показало [Любименко, Щеглова, 1927; Дорошенко, Разумов, 1929; Константинов, 1934; Allard, 1932], что короткодневные виды являются обитателями тропических и субтропических областей, а длиннодневные виды — умеренных и северных широт и их приспособление к зацветанию шло в резко различных условиях длины дня, что привело к ограничению их распространения сравнительно с нейтральными видами, цветущими и плодоносящими в самых различных широтах.

В последующих исследованиях В. А. Катунского [1939], Б. С. Мошкова [1940], В. В. Скрипчинского [1940], Ю. А. Самыгина [1946], Бюнинга [Bunning, 1948] и Н. Н. Константинова [1965] было установлено, что приспособление растений к длине дня имеет более широкий характер, так как, во-первых, растения приспосабливаются не просто к короткому или длинному дню, а к изменяющейся длине дня, и, во-вторых, это приспособление связано с адаптацией к сезонным изменениям других условий внешней среды, в первую очередь температуры и влажности, что дает возможность растениям переживать неблагоприятные периоды года.

Длиннодневные и короткодневные виды возникли из нейтральных, более древних по происхождению и неспециализированных. Специализация длиннодневных видов дала им огромные преимущества перед нейтральными в климатических условиях умеренных и северных широт. Растения длинного дня при коротком осеннем и зимнем дне не образуют цветочных стеблей и не цветут, а кустятся или образуют розетки, что способствует сохранению их под снежным покровом и служит, таким образом, приспособлением к перезимовке. Специализация короткодневных видов также дала им большие преимущества перед нейтральными в тропических и субтропических странах. Растения короткого дня в условиях длинного летнего дня не цветут, а вегетируют и таким образом переживают жаркое и сухое лето тропиков и субтропиков или, наоборот, период проливных дождей. У промежуточных видов специализация дошла еще дальше — они имеют ограничения короткодневных и длиннодневных видов и зацветают только в узком интервале средних длин дня.

Обобщение данных, полученных при изучении связи между фотопериодической реакцией и ареалом растений, привело к общему выводу о том, что генезис длиннодневных видов из нейтральных складывался по линии лишения способности к формированию стеблей в условиях осеннего короткого дня для переживания суровой зимы; генезис короткодневных видов из нейтральных шел через утрату ими способности к образованию цветков в условиях весеннего длинного дня для переживания последующего периода тропических дождей или длительной засухи [Чайлахян, 1956а, 1960; Chailakhyan, 1961] (рис. 91).

Таким образом, сама природа расчленила цветение растений на образование цветочных стеблей и образование цветков, а возможность осуществления этих фаз развития у различных экотипов оказалась в зависимости от условий длины дня — образование цветочных стеблей у длиннодневных видов идет только на длинном дне и образование цветков у короткодневных видов — только на коротком дне. Этим формообразовательным процессам, протекающим в условиях длинного и короткого дня, как мы уже видели, соответствуют различное внутреннее физиологическое состояние и специфический обмен веществ.

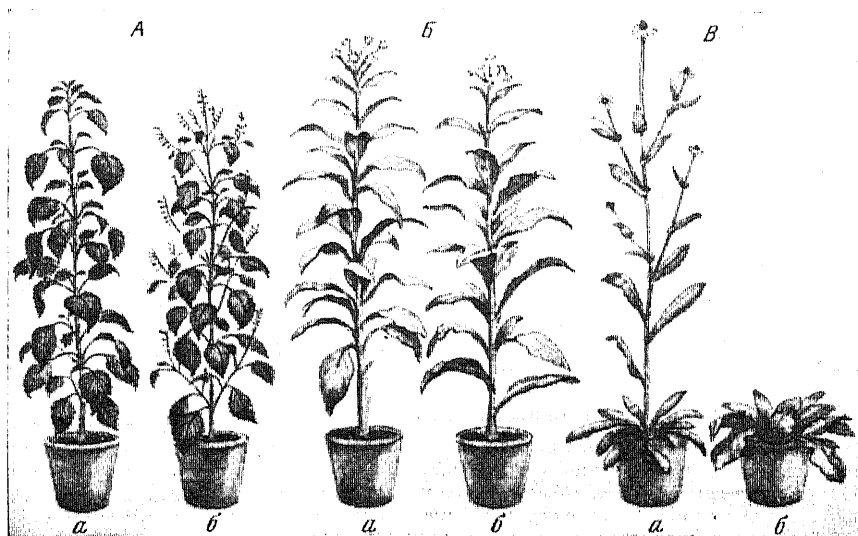


Рис. 91. Генезис фотопериодических групп

А — короткодневный вид — перилла красная; Б — нейтральный вид — табак Трапезонд; В — длиннодневный вид — рудбекия. а — растение в условиях длинного дня; б — в условиях короткого дня. Отсутствие цветения у периллы красной на длинном и у рудбекии на коротком дне является результатом приспособления растений к неблагоприятным условиям внешней среды — к летней засухе или тропическим дождям у короткодневного вида, к зимним морозам у длиннодневного вида

Все это сделало возможным выдвинуть представление о том, что цветение всех однолетних семенных видов растений происходит в 2 фазы: 1) образование цветочных стеблей и 2) образование цветков. Первая фаза протекает при усилении углеводного обмена и интенсивности дыхания на свету, увеличении уровня содержания гиббереллинов в листьях и ауксинов в стеблевых почках. Вторая фаза идет при усилении обмена азотных соединений и темнового дыхания, увеличении уровня содержания веществ типа антезинов в листьях и общей интенсификации нуклеиново-белкового метаболизма в стеблевых почках [Чайлахян, 1964] (рис. 92).

На основе этого представления о двух фазах цветения растений стало возможным вплотную подойти к разрешению вопроса, почему зацветание растений у длиннодневных и короткодневных видов происходит при противоположно направленном метаболизме и повышении уровня содержания различных веществ.

У длиннодневных видов критической является первая фаза цветения — образование цветочных стеблей, и она осуществляется только в условиях длинного дня; способность к прохождению второй фазы цветения у них устойчиво закреплена, как у нейт-

Двухфазность цветения растений

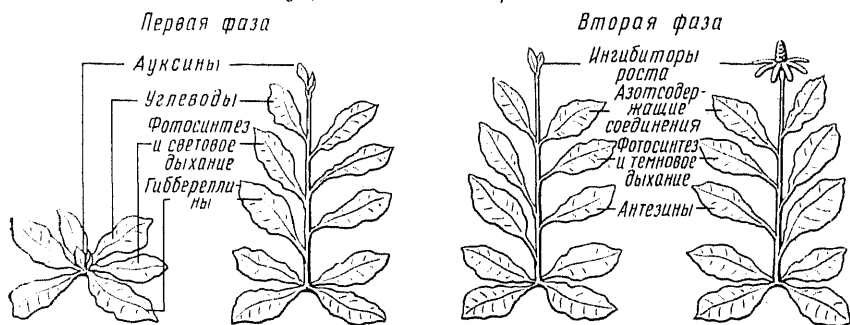


Рис. 92. Двухфазность цветения растений

Первая фаза цветения — образование и рост стеблей — характеризуется усилением интенсивности обмена ауксинов в стеблевых почках, углеводов и гиббереллинов в листьях, фотосинтезом и световым дыханием. Вторая фаза цветения — образование цветков — характеризуется усилением обмена ингибиторов роста в стеблевых почках, азотсодержащих соединений и антезинов в листьях, фотосинтезом и темновым дыханием.

ральных видов, и протекает равным образом как на длинном, так и на коротком дне. У короткодневных видов критической является вторая фаза цветения — образование цветков, и она осуществляется только в условиях короткого дня; способность к прохождению первой фазы цветения у них устойчиво закреплена, как у нейтральных видов, и она протекает равным образом на длинном и коротком дне.

Таким образом, можно представить, что отсутствие цветения у длиннодневных видов на коротком дне связано с недостаточным интенсивным обменом углеводов и ростовых активаторов — гиббереллинов и ауксинов — и в результате этого с неспособностью растений к образованию стеблей. Отсутствие цветения у короткодневных видов на длинном дне связано с недостаточным интенсивным обменом азотных соединений и веществ, активирующих дифференцировку генеративных органов, в том числе антезинов, и возникающей в связи с этим неспособностью растений к формированию цветков. При перенесении длиннодневных и короткодневных видов на благоприятную длину дня происходит усиление обмена соответствующих веществ, и растения зацветают подобно нейтральным видам, у которых обе фазы цветения не являются критическими, т. е. устойчиво закреплены и протекают на любой длине дня.

Если наличие критических фаз цветения (у длиннодневных видов первая фаза, у короткодневных — вторая) находит обоснование с точки зрения законов адаптации, то возникает вопрос, каковы доказательства того, что некритические фазы цветения могут проходить в условиях неблагоприятной длины дня.

Некоторый ответ в отношении длиннодневных видов дают опыты с нанесением капелек водного раствора гиббереллина на центральные почки розеточных растений длиннодневных видов, которые в результате этого в условиях короткого дня образуют цветочные стебли и цветки. Равным образом показательны в этом смысле опыты с влиянием относительно высокой температуры ($30-34^{\circ}$) на розеточные растения некоторых длиннодневных видов, например рудбекии, которые в условиях короткого дня на необычайно коротких стеблях образуют крупные цветки [Murneck, 1940].

Подобного рода ответ в отношении короткодневных видов напрашивается сам собой, так как все короткодневные виды образуют цветочные стебли и на длинном, и на коротком дне, хотя интенсивность роста стеблей в последнем случае несколько слабее. Показательны в этом отношении также опыты с влиянием умеренной температуры (13°) на растения некоторых короткодневных видов, например табака Мэрилендский Мамонт, которые в условиях длинного дня образуют цветочные органы, хотя и значительно медленнее, чем в условиях короткого дня [Roberts, Struckmeyer, 1939].

Все эти факты зацветания растений на неблагоприятной длине дня свидетельствуют о том, что в силу изменившихся условий внешней среды нарушается обычный ход метаболических превращений ассимилятов в процессе фотопериодизма и метаболиты, способствующие протеканию фаз цветения, в этих условиях возникают в небольшом количестве.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представление о комплексе гормонов цветения, или флоригене, основывалось, помимо других фактов, на результатах прививочных опытов, доказавших возможность цветения короткодневных и длиннодневных видов в условиях неблагоприятной длины дня при взаимных прививках за счет веществ, притекающих из цветущих компонентов прививки. В то же время опыты по влиянию гиббереллинов на растения показали, что они, стимулируя рост всех растений, ускоряют цветение длиннодневных, но не короткодневных видов. Следовательно, гиббереллины не являются гормонами цветения, имеющими общую природу для всех растений.

Опыты, приведенные в настоящей главе, показали, что типичные длиннодневные виды с качественной реакцией в условиях короткого дня имеют обычно розеточную форму и формируют стебель только под влиянием обработки гиббереллином и впоследствии цветут, тогда как типичные короткодневные растения и на длинном, и коротком дне всегда имеют стебли и при обработке гиббереллином только усиливают рост, но не цветут.

Сопоставление экспериментальных данных и их теоретический анализ позволили сделать вывод, что в состав гормонов цвете-

ния, или флоригена, входят 2 группы веществ: гиббереллины, необходимые для образования стеблей, и антезины, необходимые для образования цветков. Нейтральные виды на любой длине дня имеют и гиббереллины, и антезины; отсутствие цветения длиннодневных видов на коротком дне вызывается недостатком гиббереллинов, а короткодневных видов на длинном дне — недостатком антезинов.

На основе анализа эволюционной истории растительных видов, а также особенностей адаптации их развития к изменению условий среды обитания была разработана концепция о двух фазах цветения. Согласно этой концепции переход к цветению однолетних семенных растений включает 2 фазы: образование цветочных стеблей и образование цветков. При этом у длиннодневных видов критической фазой перехода к цветению является образование стеблей, а у короткодневных видов — цветков. Фазы образования цветков у длиннодневных и стеблей у короткодневных видов являются некритическими и генетически закреплены в той же мере, как у нейтральных видов.

Представления о бикомпонентности флоригена и двухфазности цветения растений позволили вплотную подойти к разрешению загадки фотопериодизма, почему зацветание растений длиннодневных и короткодневных видов наступает при противоположно направленном метаболизме и повышении уровня содержания различных гормональных соединений. Они дают возможность утверждать, что если основным критерием фотопериодизма является цветение растений, то в приложении к двум группам длиннодневных и короткодневных видов, берущим начало от общей группы фотопериодически нейтральных видов, этот критерий различен, так как связан с неодинаковыми фазами цветения.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ КОРОТКОДНЕВНЫХ И ДЛИННОДНЕВНЫХ ВИДОВ

Гипотеза бикомпонентного комплекса гормонов цветения, разработанная в основном на короткодневных и длиннодневных видах, и двухфазная теория цветения растений являются прочным фундаментом для рассмотрения регуляции цветения различных биотипов — короткодневных и длиннодневных видов, длинно-короткодневных и коротко-длиннодневных, озимых форм и нейтральных видов.

Однако это рассмотрение будет полным и многосторонним только в том случае, если в основу его будут положены главные и общие закономерности онтогенеза, т. е. полного цикла индивидуального развития растений. Поэтому одна часть этой главы посвящена закономерностям онтогенеза, общим для различных биотипов, а вторая часть — регуляции цветения короткодневных и длиннодневных видов в дополнение к тому, что уже говорилось об этих видах в предыдущих главах.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ

Онтогенез, или индивидуальное развитие, растений начинается с момента оплодотворения яйцеклетки или возникновения зачаточной почки в репродуктивных органах и тканях материнского растения и заканчивается отмиранием растения. Таким образом, онтогенез представляет собой полный цикл жизнедеятельности растения, включает в себя все его жизненные процессы и проявления и продолжается в зависимости от вида растения от 5—6 нед у миппаторных эфемеров до 3—5 тыс. лет у гигантов растительного царства — мамонтовых деревьев, кедров и других видов.

Основные последовательные этапы онтогенеза растений следующие: 1) эмбриональный (семенной или почковый), 2) ювенильный, или молодости, 3) зрелости (половой или вегетативной), 4) размножения (полового или вегетативного) и 5) старости (рис. 93).

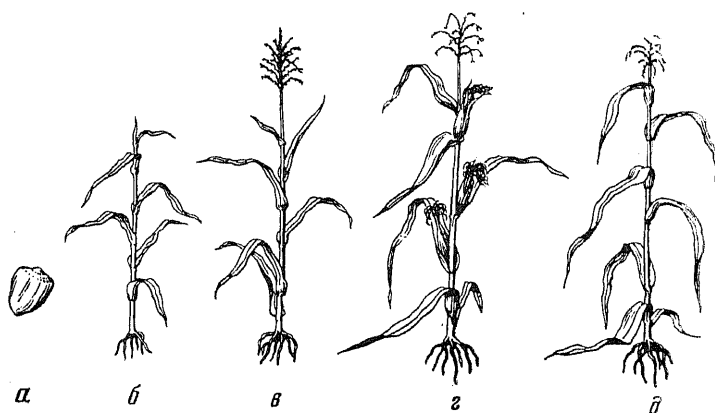


Рис. 93. Основные этапы онтогенеза однолетнего семенного растения
а — эмбриональный; *б* — молодости; *в* — зрелости; *г* — размножения; *д* — старости

У семенных растений эмбриональный этап протекает в семенах от момента оплодотворения яйцеклетки до начала прорастания зародыша; этап молодости — от прорастания зародыша до появления на растении первичных зачатков цветков; этап половой зрелости — от закладки цветочных зачатков до появления новых зародышей; этап полового размножения — от возникновения эмбрионов до полного созревания плодов и семян; наконец, этап старости протекает от полного прекращения плодоношения до отмирания растения. У монокарпических растений все эти этапы онтогенеза проходят последовательно и осуществляются один раз в жизни без повторений независимо от общей длительности жизненного цикла. Они одинаковы у однолетников — кукурузы, подсолнечника и др., у двухлетников — свеклы и капусты, у многолетников — агавы, бамбука и др.

У поликарпических растений этапы эмбриональный и ювенильный наступают и осуществляются один раз в жизни; этап половой зрелости наступает также один раз, но осуществляется, как и этап размножения, многократно. Иначе говоря, цветение и плодоношение поликарпических растений происходят ежегодно и охватывают период, продолжающийся многие годы, вследствие чего подавляющее большинство этих растений является многолетниками — лесные и садовые, древесные и кустарниковые породы и многолетние травы.

Ежегодная цикличность цветения и плодоношения поликарпических растений основана не на том, что ветви и побеги нового прироста повторяют весь онтогенез многолетника, а на том, что растение уже перешло в этап половой зрелости, иначе говоря, в пору плодоношения. Многолетние поликарпические растения отличаются не только длительным этапом многократно повторяющегося размножения, но и продолжительностью всех других эта-

пов онтогенеза, в частности этапа старости, который у однолетних монокарпиков протекает очень быстро и во времени отстает от окончания созревания плодов и семян.

У вегетативно размножающихся растений эмбриональный этап протекает в почках органов вегетативного размножения — клубнях, луковицах и корневищах. Этап молодости начинается с прорастания почек; этап зрелости — с появления зачатков новых органов вегетативного размножения на молодых растениях; этап размножения характеризуется их полным созреванием и совершается у однолетних однократно, а у многолетних многократно; наконец, этап старости связан с общим падением жизнедеятельности растений.

У растений, не способных к образованию репродуктивных органов в силу неблагоприятных условий внешней среды, этап размножения отсутствует, и они отмирают, не оставив потомства.

Представленная картина основных этапов онтогенеза высших растений не является чем-то новым — она широко известна для высших животных [Нагорный, 1948], по ее значению заключается в утверждении тех обобщений и представлений, которые реальным образом отражают периоды наиболее кардинальных структурных и физиологических изменений в жизни растений.

Каждый из последовательных этапов онтогенеза обладает специфическими для него физиологическими свойствами и морфологическими признаками и включает как образование и рост новых структур, так и физиологические изменения, подготавливающие их возникновение. Физиологические и морфологические изменения тесно связаны друг с другом и находятся в постоянном взаимодействии.

Известны бесчисленные примеры зависимости процессов формообразования от изменений в физиологическом состоянии растений. К ним относятся образование озимыми формами стеблей, колосьев и семян после прохождения ими яровизационных изменений; образование цветков и плодов, клубней, луковиц и корнеплодов в результате фотопериодических изменений, происходящих сначала в листьях, а потом и в других частях растений; изменения в формообразовательных процессах под влиянием изменений в обмене веществ, вызванных различными условиями питания, температуры, влажности, длины дня, интенсивности и качества света. Подобных примеров чрезвычайно много, они приводятся как в более ранних исследованиях Клебса [1905; Klebs, 1918], Молиша [1933], так и в более поздних исследованиях по росту и развитию растений [Самыгин, 1946; Максимов, Кленкин, 1947].

Вместе с тем во всех указанных исследованиях имеются многочисленные факты, свидетельствующие об обратной зависимости характера внутренних физиологических процессов от наличия вновь появившихся структур.

Так, наличие корней у проростков и развитие их у взрослых растений необходимы для осуществления физиологических про-

цессов, обуславливающих рост стеблей и побегов [Чайлахян, 1950а; Туманов, Винокур, 1954; Гупало, Литвак, 1955; Went, 1938; De-Ropp, 1946a]. Яровизация озимых форм возможна лишь через 5—15 дней после оплодотворения яйцеклеток, когда заканчивается первая ступень формирования зародышей [Костюченко, Зарубайло, 1937; Агинян, 1950а, 1950б; Корюкаев, Виноградова, 1950; Gregory, Purvis, 1938a], у большинства двухлетников яровизация зрелых зародышей в семенах невозможна и начинает проходить только после формативных изменений, связанных с ростом проростков и растений [Михайлова, 1936; Реймерс, 1959]; у многолетнего лука яровизация происходит после образования лукович [Реймерс, 1959]. Фотопериодическая реакция цветения осуществляется только после образования зеленых листьев [Чайлахян, 1936а, б; Мошков, 1936а, б; Псарев, 1936; Knott, 1934]. В процессе развития половых органов споры возникают только в спорангиях, а гаметы только в сформировавшихся спорах [Скрипчинский, 1947].

В онтогенезе растений для его различных этапов характерны и определенные структурные образования, и определенная функциональная деятельность. Физиологические изменения, совершающиеся в семенах или почках, приводят к образованию семянцев, имеющих стебли, корни и зеленые листья; возникновение этих новых структур приводит к новому уровню физиологических процессов, совершающихся в них, и в зависимости от направленности этих процессов к образованию новых структур в меристематических тканях стеблевых почек — цветочных органов, клубней и других образований; физиологические и морфологические изменения последовательных фаз цветения приводят к образованию семян и плодов — и так на всем протяжении онтогенеза.

Таким образом, в онтогенезе нет самостоятельной цепи качественных физиологических изменений и самостоятельной цепи формативных изменений, а есть один общий стержень последовательно совершающихся физиологических и морфологических изменений, в совокупности определяющих отдельные этапы онтогенеза. Такая тесная связь между отдельными этапами онтогенеза, когда физиологические изменения последующего этапа происходит в структурных образованиях предыдущего этапа, делает их разграничение условным, но вместе с тем и вполне определенным.

В настоящее время мы не обладаем сколько-нибудь надежными критериями для определения качественных, переломных изменений в обмене веществ, знаменующих начало новых этапов в развитии растений. Поэтому основным критерием перехода растений от одного этапа к другому следует признать возникновение характерных для них зачаточных структур: для эмбрионального этапа — образование зиготы; для этапа молодости — прорастание зародыша; для этапа зрелости — появление зачатков цветков или органов вегетативного размножения; для этапа размножения — образование плодов; для этапа старости — накопление малоактивных структур.

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ

Онтогенез растений, их переход от одного этапа развития в другой, осуществляется благодаря внутренним движущим силам, возникающим в организме в связи с влиянием условий внешней среды. Основной движущей силой в жизнедеятельности и развитии растений является противоречие между созданием и разрушением, между ассимиляцией и диссимиляцией растительного организма с соответствующими физиологическими и морфологическими изменениями. Кроме того, в онтогенезе имеются такие мощные движущие силы, как противоречия между старением и омоложением, вегетативным ростом и репродуктивным развитием.

Выражением противоречия между процессами старения и омоложения являются возрастные изменения. Растения на всем протяжении онтогенеза претерпевают возрастные изменения, которые протекают как в клетках, тканях и органах, так и в целостных организмах. Возрастные изменения начинаются в эмбриональном этапе, продолжаются во всех последующих этапах и заканчиваются вместе с отмиранием растений. Возрастным изменениям подвергаются и вегетативные органы, и органы генеративного развития и вегетативного размножения.

Возрастные изменения складываются из процессов омоложения, характеризующихся повышением интенсивности обмена веществ, преобладанием синтеза над распадом и образованием новых активных структур, и процессов старения, характеризующихся понижением метаболического уровня, преобладанием распада и накоплением малоактивных структур.

Исследования Н. П. Кренке [1940а] показали, что возрастным изменениям растений соответствуют закономерные изменения морфологических признаков вегетативных органов, что нашло подтверждение в дальнейших работах [Дубровицкая, Кренке, 1953; Гупало, 1954].

Исследования Смирнова [1933], В. И. Нилова, О. Н. Павленко и Е. П. Лепиной [1939], А. А. Курсанова [1960], Н. А. Максимова и Л. В. Можгаевой [1944], А. В. Благовещенского [1950], Добрунова [1956], а также других авторов показали, что для процессов старения растений характерны замедленное обновление конституционных белков, падение вязкости и увеличение проницаемости протоплазмы, повышение гидролитической способности ферментов, снижение оводненности тканей, падение интенсивности дыхания и фотосинтеза, изменения в пластидах и падение содержания хлорофилла, накопление кальция, обеднение калием, магнием и фосфором и другие изменения. Противоположная направленность этих процессов характерна для процессов омоложения.

Процессы старения и омоложения неразрывно связаны друг с другом, и взаимосвязь этих процессов проявляется на всех

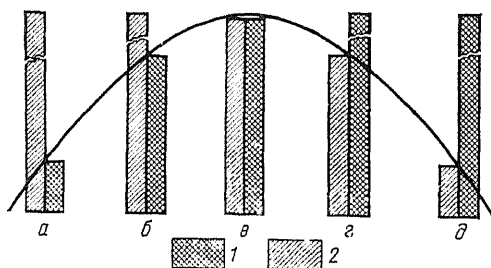


Рис. 94. Соотношение процессов старения и омоложения в онтогенезе высшего растения

- а — эмбриональная фаза;
- б — молодость;
- в — зрелость;
- г — размножение;
- д — старость;
- 1 — старение;
- 2 — омоложение

этапах онтогенеза. Таким образом, они характерны и для этапа молодости, и для этапа старости, но на этапе молодости баланс процессов старения и омоложения складывается в пользу доминирования процессов омоложения, а на этапе старости — все больше в сторону преобладания процессов старения — до конца жизненного цикла организма (рис. 94).

Представление о возрастных изменениях, или изменениях баланса процессов старения и омоложения, на протяжении онтогенеза растений дает схема, в основу которой взята общая кривая изменчивости возрастных признаков в цикле жизни растений, удачно разработанная и предложенная Н. П. Кренке.

На восходящей ветви этой кривой располагаются этапы эмбриональный и молодости, вершину занимает этап зрелости, а на нисходящей ветви кривой идут этапы размножения и старости. В соответствии с этим на восходящей ветви кривой имеется доминирование процессов омоложения, на нисходящей — преобладание процессов старения, а на вершине кривой процессы уравновешиваются, что соответствует наиболее интенсивному обмену веществ и наиболее интенсивному образованию структур — растение находится в расцвете своей жизнедеятельности.

Возрастные изменения клеток, тканей и органов протекают не с одинаковой скоростью и зависят от ряда условий, среди которых наиболее существенное значение имеют взаимодействие между частями организма и влияние условий внешней среды.

Старение отдельных тканей и органов зависит от старения организма в целом. Долговечность тканей, возникших из прокамбиальных элементов верхушек стебля или из камбия стебля и мясистых корней и клубней, зависит от долговечности всего организма в целом. Так, у однолетних монокарпических растений с переходом их к цветению и плодоношению камбиальная деятельность затухает, стебель по всей длине делится на флоэму и ксилему, и растение после созревания плодов отмирает. Кусочки этого же камбия, будучи изолированы от растения и перенесены на среду Уайта или Готре, дают начало каллусной ткани, превращающейся при дальнейших пересадках в штамм, продолжительность жизни которого очень велика и у некоторых штаммов достигает свыше 20 лет [Бутенко, 1964].

Возрастное состояние отдельных частей растения зависит от взаимодействия этих частей с другими частями и с организмом

в целом, и в этом плане следует оценивать выдвинутые в свое время Н. П. Кренке [1940а] понятия о «собственном возрасте» части растения и «общем возрасте» той же части, складывающемся из собственного возраста и возраста материнского индивидуума в целом.

Все изложенные здесь факты указывают на то, что переход растений к генеративному развитию и образованию органов цветения и плодоношения приводит к усилению процессов старения. Это может считаться законом для всех монокарпических растений (как однолетних, так и многолетних), и потому монокарпические растения не обладают долговечностью.

Однако у поликарпических растений переход к образованию репродуктивных органов непосредственно процессов старения не ускоряет, и они обладают способностью продолжать свой рост, причем длительность этапов размножения и старости порой настолько велика, что растения живут до 2000 лет (кипарисы, тисы и кедры) и даже до 5000 лет (мамонтовые деревья).

Сопоставление этих данных с тем, что известно в отношении старения животных организмов [Нагорный, 1948], указывает на общий характер возрастных изменений у животных и растений. При наличии общих черт здесь имеется и капитальное отличие, заключающееся в том, что у животных, в частности у позвоночных, детеныш уже в зачаточном состоянии имеет все основные органы, увеличение размеров которых прекращается по достижении им взрослого состояния, почему у старого животного все части являются одряхлевшими примерно в одинаковой степени. У растений рост идет в течение всей жизни, образуются все новые органы, так что на дереве, имеющем возраст в несколько тысяч лет, можно найти части, возникшие несколько часов назад. Недаром, по образному выражению Молиша [1933], старое дерево напоминает огромную развалину, в которой жизнь идет только в небольших помещениях.

ВЕГЕТАТИВНЫЙ РОСТ И РЕПРОДУКТИВНОЕ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Основными интегральными процессами, составляющими онтогенез растений, являются вегетативный рост и репродуктивное развитие — генеративное развитие у семенных и вегетативное размножение у не семенных растений.

Вегетативный рост, или образование и рост вегетативных органов — листьев, стеблей и корней, основывается на росте клеток, его основных фазах — эмбриональной, растяжения и дифференциации — и является наиболее постоянным процессом в онтогенезе, прерываясь лишь периодами покоя. Генеративное развитие представляет собой образование и рост генеративных органов — цветков и плодов и осуществляется лишь в определенные этапы онтогенеза — зрелости и размножения. Вегетативное размножение представляет собой образование и рост репро-

дуктивных органов иного типа — клубней, луковиц и корневищ — и такие совершаются лишь на этапах зрелости и размножения.

Достаточно распространено было представление о том, что рост растения — это необратимое увеличение его размеров и массы, не характеризующее его качественное состояние, тогда как развитие — это путь качественных изменений и органогенеза, который растение проходит от посеянного семени до образования новых семян. Это представление, рассматривающее процессы роста только как количественные изменения, а процессы генеративного развития только как качественные изменения, было недостаточно обосновано и вызывало убедительную критику со стороны Д. А. Сабина [1940], а позднее и других авторов [Реймерс, 1956; Ефейкин, 1957], указывавших на то, что рост растений включает в себя образование новых структур и не может рассматриваться как процесс чисто количественных изменений. С таким же правом и категоричностью можно указать на то, что генеративное развитие и связанное с ним образование репродуктивных органов включает в себя процессы увеличения размеров этих органов и не может рассматриваться как процесс чисто качественных изменений.

Подобно тому как при образовании цветочного побега в меристеме почки возникает качественно новая форма — зачатки цветков, которые при дальнейшем увеличении размеров превращаются в соцветие, сидящее на цветоносном стебле, так при образовании вегетативного побега в меристеме почки возникает качественно новая форма — зачатки листьев, которые при дальнейшем увеличении размеров превращаются в листовой побег. Из этого вытекает, что основные процессы онтогенеза — вегетативный рост, генеративное развитие и вегетативное размножение — каждый в отдельности включает в себя и образование качественно новой формы, качественно новых структур и количественный рост этих структур.

Вместе с тем между этими процессами имеется коренное различие, которое заключается в общей направленности онтогенеза, приводящей либо к непрерывно продолжающемуся вегетативному росту, либо к цветению и плодоношению, либо к вегетативному размножению. Эти процессы в самой своей основе неодинаковы и определяются различными, порой совершенно противоположными условиями среды.

Различные сочетания процессов вегетативного роста и репродуктивного развития неоднократно наблюдались в природе на различных растениях, особенно в связи с образованием преждевременно цветущих ювенильных форм [Diels, 1906], но особенно ярко различия в этих процессах были установлены при изучении яровизации и фотопериодизма растений. Выяснилось, что озимые формы пшениц при весеннем посеве сильно кустятся, достигают больших размеров, не образуя стеблей, тогда как яровизированные растения тех же сортов почти не кустятся, быстро доходят до колошения и созревания и остаются мелкорослыми. Растения

длинного дня — горчица, люпин и другие — в условиях длинного дня интенсивно растут и рано зацветают, а в условиях короткого дня растут медленно и зацветают поздно; растения короткого дня — конопля, соя и другие — в условиях длинного дня интенсивно растут, но не цветут, а в условиях короткого дня растут медленно и рано зацветают [Чайлахян, 1937].

Эти примеры с полной очевидностью свидетельствуют о том, что процессы вегетативного роста и генеративного развития неодинаковы, требуют для своего осуществления различных условий внешней среды и обуславливаются различным обменом веществ.

Вегетативный рост и репродуктивное развитие по своей природе хотя и различные процессы, но они находятся в тесном взаимодействии друг с другом, которое имеет противоречивый характер. У семенных растений генеративное развитие обычно оказывает задерживающее действие на рост, которое у разных растений проявляется в различной степени. У монокарпических растений это задерживающее действие проявляется в зависимости от характера цветения: у табака, пшеницы и других однолетних растений, имеющих базипетальный характер цветения, вегетативный рост задерживается полностью, как и у многолетних монокарпических растений — американских агав, бамбуков и др.; у хлопчатника, томатов и других растений, имеющих акропетальный характер цветения, рост задерживается, но в меньшей мере.

У поликарпических многолетних травянистых и древесных растений генеративное развитие не приостанавливает роста, и он продолжается благодаря наличию на ветвях не только плодовых, но и вегетативных почек.

Обратное влияние вегетативного роста на генеративное развитие также выражается в задержке или торможении его процессов. Усиление вегетативного роста при избытке питания и влаги у многих растений задерживает образование цветков и плодов, тогда как ограничение роста с помощью изгибания ветвей, кольцевания, прививки на слабых подвоях, обрезки и изменения условий питания стимулирует цветение и плодоношение растений.

Рост и репродуктивное развитие у вегетативно размножающихся растений также находятся в тесном взаимодействии и противоречии — усиленный рост ботвы задерживает развитие клубней у клубненосных, корнеплодов — у корнеплодных, а усиленный рост листьев у луковичных растений всегда связан с ослаблением формирования луковиц, и, наоборот, быстрое образование луковиц и их усиленный рост приводят к падению облиственности растений. Как раз на луковичных растениях Ф. Э. Рэймерсом [1959] в широком плане было развито представление о взаимодействии процессов вегетативного роста и репродуктивного развития.

Это взаимодействие роста и репродуктивного развития вскрывается не только при влиянии на растения теми или иными ус-

ловными внешней среды или хирургическими воздействиями, но и при анализе внутренних факторов, определяющих рост и развитие растений.

Все эти данные приводят нас к одному общему положению. Вегетативный рост и репродуктивное развитие, будучи по своей природе неодинаковыми процессами, находятся в тесном взаимодействии друг с другом. Это взаимодействие проявляется как при различном сочетании факторов внешней среды, так и при воздействии веществами, регулирующими рост растений.

ОНТОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ И ВНЕШНЯЯ СРЕДА

Роль внешней среды в онтогенезе растений чрезвычайно велика. В работах таких выдающихся биологов, как И. М. Сеченов [1952], И. П. Павлов [1947], красной нитью проходит идея о связи между организмом и средой.

Онтогенез растений во всех его последовательных этапах протекает в тесной зависимости от условий внешней среды, которые решающим образом влияют как на возрастные изменения, так и на переход растений от вегетативного роста к репродуктивному развитию. Обильное увлажнение, богатое азотное питание, равномерная температура и достаточная интенсивность света оказывают на растения омолаживающее действие, тогда как недостаток влаги, богатое фосфором питание, резкие колебания температуры и чрезмерно высокая инсоляция ускоряют старение [Кренке, 1940а; Минина, 1940; Чайлахян, 1942а; Володарский, 1947; Добрунов, 1956].

Особенно сильное влияние оказывают условия внешней среды на переход растений от вегетативного роста к репродуктивному развитию.

Высокая чувствительность растений к изменению внешних условий выявилась в некоторых опытах по фотопериодизму, в которых последовательная смена длинных и коротких фотопериодов вызывали такую же последовательную смену формообразовательных процессов.

Так, в наших опытах [Чайлахян, 1937] вегетирующие растения периллы начинали цвести при их перестановке с длинного дня на короткий, но после перестановки растений на длинный день цветки на побегах вновь сменялись на листья, а после второй перестановки на короткий день на побегах вновь появлялись цветки.

Не меньшую чувствительность в отношении длины дня проявили клубненосные и луковичные растения. Как показали опыты В. И. Разумова [1931б], некоторые дикие клубненосные растения — *Ullucus tuberosus* и *Oxalis tuberosa* — образуют клубни на коротком дне. Если растения переводят в условия длинного дня, то клубни начинают израстать и плети превращаются в нормальные и толстые зеленые побеги. В опытах Ф. Э. Реймерса [1956] у растений репчатого лука в условиях длинного дня об-

разовались листья и луковицы, а после перестановки на короткий день луковицы у них стали рассасываться и вновь начались образование и рост листьев.

Многочисленные факты, основанные на точных экспериментах, убеждают нас в том, что основой онтогенеза растений являются внутренние морфофизиологические процессы, которые могут проходить при различных сочетаниях условий внешней среды.

Установлено, что озимые формы пшеницы, ржи и рапса при их длительном выдерживании в условиях непрерывного света при температуре, не допускающей яровизации этих форм, спустя длительный промежуток времени (150—170 дней) начинают колоситься, бутонизировать и цвести [Васильев, 1934; Чайлахян, 1934в; Purvis, Gregory, 1937].

Классический объект — короткодневный вид табака Мерилендский Мамонт, на котором, собственно, и было открыто явление фотопериодизма, при снижении температуры до 13° начинает бутонизировать и цвести в условиях длинного дня [Roberts, Struckmeyer, 1939]. Наоборот, растения типичного длиннодневного вида — рудбекии, в условиях короткого дня всегда остающиеся в фазе розетки, при повышении температуры до 30—34° образуют короткие цветоносы, на которых распускаются крупные цветки [Munneke, 1940]. Точно так же многие типичные короткодневные и длиннодневные виды при изменении температурных условий приобретают способность к генеративному развитию на неблагоприятной для них длине дня.

Изменения в условиях минерального питания в отдельных случаях приводят к качественному перелому в онтогенезе растений.

Все это свидетельствует о том, что центр тяжести процессов онтогенеза лежит не во внешней среде, а внутри самих растений; что одни и те же физиологические и структурные изменения, обуславливающие переход растений от вегетативного роста к генеративному развитию, возникают при различных условиях внешней среды.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОРГАНОВ В РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ КОРТОККОДНЕВНЫХ И ДЛИННОДНЕВНЫХ ВИДОВ

Роль листьев, стеблей и стеблевых почек и их взаимодействие в процессе фотопериодизма растений короткодневных и длиннодневных видов выявлены в опытах с кольцеванием стебля, влиянием температуры и наркотиков на отдельные участки стебля, в опытах с отщеплением стебля, а также при изучении одновременного влияния короткодневных и длиннодневных листьев на побеги, расположенные между ними. Не менее важна и роль корней в процессах роста и цветения длиннодневных и короткодневных видов.

В настоящее время существуют точные экспериментальные данные, указывающие на зависимость процессов роста надземных частей и образования на них цветочных органов от деятельности корней. Наиболее ранние и точные опыты по выяснению роли корней в процессе роста надземных частей принадлежат Венту [Went, 1938]. Работая с проростками гороха, Вент удалял у них корешки и наблюдал приостановку роста стебельков. Впоследствии де-Ропп [De-Ropp, 1946a, b] наблюдал подобное явление на зародышах семян озимой ржи, у которых рост первых листьев останавливался сразу же после удаления корней. Прикрепляя отделенные от эндосперма зародыши щитком к агаровому блоку с питательным раствором в специальных сосудах, в которых корни свободно росли во влажном воздухе и не могли поглощать питательные вещества, де-Ропп опять наблюдал резкую остановку роста зародыша при удалении корней. Эти опыты показали, что для роста стеблей и листьев необходимы корни и что в них образуются какие-то продукты специфического обмена, необходимые для роста надземных частей растения.

Мы провели исследования по изучению роли корней в образовании генеративных органов у периллы красной, капусты абиссинской, рудбекии и других растений [Чайлахян, 1950a, 1951].

Все растения до начала опыта культивировали в почве в вазонах на неблагоприятной длине дня и по достижении ими достаточно крупных размеров отмывали корни от почвы, а затем делили эти растения на 2 группы: у одних корни целиком срезали у корневой шейки, у других корни оставляли неповрежденными. Со дня операции и до конца опыта растения обеих групп содержали в стеклянных банках с питательным раствором Кнопа или чистой водопроводной водой при длине дня, благоприятной для цветения, причем в жаркое время растения содержали на рассеянном свете и во влажной атмосфере. Все вновь появляющиеся корешки в варианте растений без корней систематически удаляли.

В результате проведенных опытов выяснилось, что растения периллы без корней значительно отставали по росту от растений с корнями, но зацветали примерно в одно время с контрольными растениями, погруженными корнями в воду; растения абиссинской капусты, лишенные корней, зацветали с отставанием от контрольных на несколько дней; а растения рудбекии, лишенные корней, не только не зацвели, но даже не дали стрелок, т. е. цветочных стеблей (рис. 95, 96).

Растения периллы с корнями, находившимися в воде, почти не отставали по скорости образования цветочных органов от растений, корни которых находились в питательном растворе. Это свидетельствует о том, что в образовании цветков решающее значение имели не минеральные вещества, поглощаемые корнями, а продукты специфического обмена, протекающего в корнях растений.

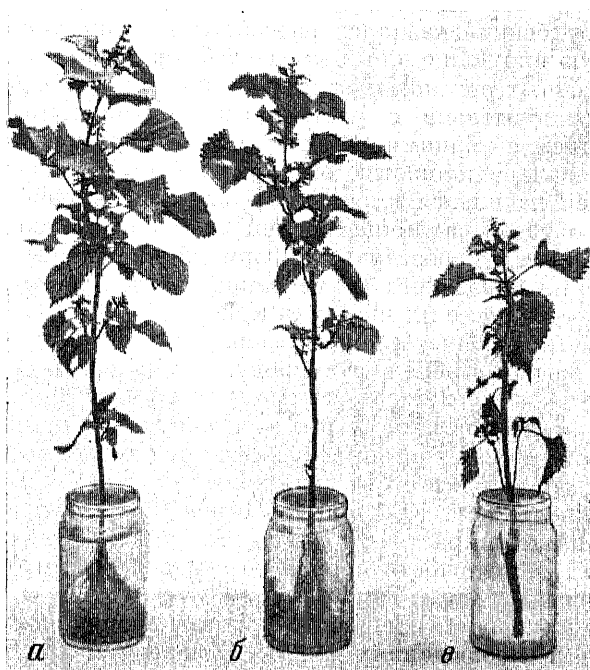


Рис. 95. Фотопериодическая реакция растений красной периллы с корнями и без корней (фото 22.IX 1949 г.)

а — растения с корнями на питательной смеси; *б* — с корнями на воде, *в* — без корней на воде. Все растения бутонизировали и цвели в одно время

Растения периллы, лишённые корней, значительно отставали в росте от растений, находившихся как в питательной смеси, так и в воде.

Зависимость роста цветочных стеблей и цветения от наличия корней у рудбекии была настолько велика, что когда на растениях, лишённых корней, вновь появляющиеся молодые корешки не срезали, то очень быстро на них появились стрелки с бутонами независимо от того, находились ли розетки на питательной смеси или на воде (рис. 97).

Для того чтобы выяснить, способны ли растения рудбекии без корней воспринимать фотоперриодическую индукцию, были проведены более детальные опыты.

Розеточные растения выращивали на коротком дне, затем все розетки были отделены от корней и помещены на 5 коротких дней в водопроводную воду, после чего были разделены на 3 группы: 1) воспринимавших воздействие 15 длинных дней без корней и 15 коротких дней с корнями; 2) воспринимавших воздействие 15 длинных дней с корнями и 15 коротких дней без корней и 3) контрольных, воспринимавших 15-длинных и 15 коротких дней с корнями. Результаты опыта показали, что розеточные

растения рудбекии оказались способными воспринимать фотопериодическую индукцию длинным днем без корней, так как образование цветочных органов наступило у них лишь с небольшой задержкой сравнительно с растениями, получившими индукцию длинным днем с корнями. Вместе с тем формирование и рост стеблей оказались полностью обусловленными наличием корней — рост стеблей начинался вместе с отращиванием корней (рис. 98).

Таким образом, наличие корней со специфическим для них обменом веществ у розеточных форм длиннодневных видов непосредственно определяет образование стеблей и тем самым отражается на процессе их цветения в целом.

У периллы и капусты абиссинской как растений, обладающих хорошо развитым стеблем, эти продукты специфического обмена, притекающие из корней, по-видимому, имеются в самих стеблях. Благодаря этому растения периллы и капусты абиссинской в отличие от розеточных растений рудбекии обладают способностью к образованию цветков в отсутствие корней.

Совокупность всех этих опытов с полной ясностью показывает, что на цветение растений, равно как и на рост надземных частей, влияет деятельность корней со специфическим для них обменом веществ.

Результаты опытов Вента, де-Роппа и наших получили подтверждение в наблюдениях И. И. Туманова и Р. Л. Винокур [1954] за ростом окольцованных побегов лимона с воздушными корнями и без них, а также в опытах П. И. Гупало и А. И. Литвак [1955] по влиянию вновь образующихся корней на рост побегов.

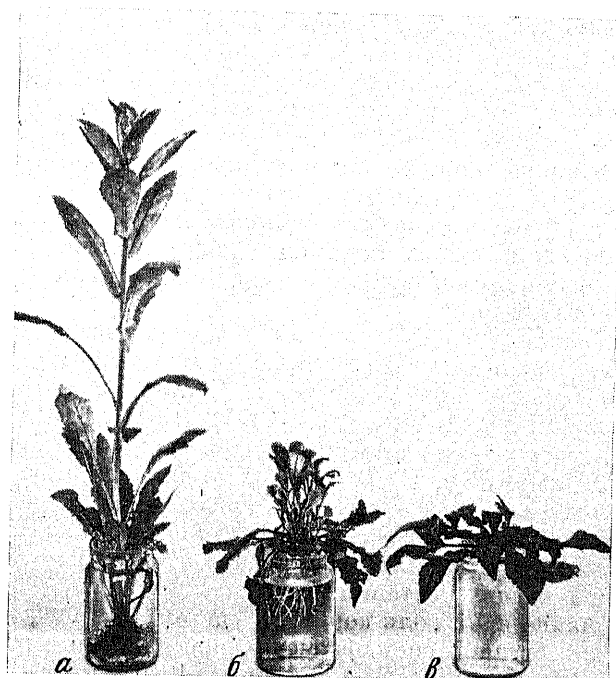
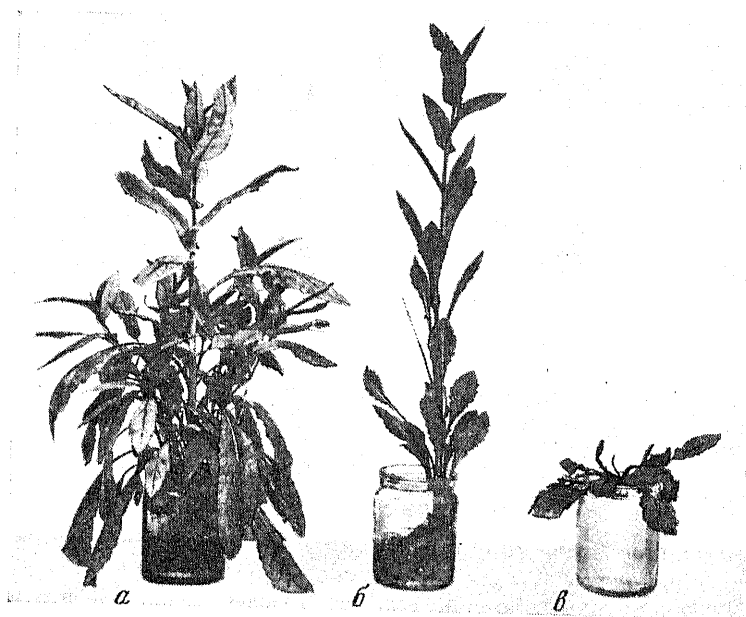
Опыты Мижиньяка с сотр. [Miginiac, 1974, 1978; Sotta, Miginiac, 1975] выявили еще одну интересную сторону участия корней в фотопериодической регуляции цветения. Эти опыты были проведены на двух стебельных растениях — длиннодневном виде норичнике (*Scrofularia arguta*) и короткодневном виде мари (*Chenopodium polyspermum*), которые обладают фотопериодической реакцией количественного типа и способны к цветению на неблагоприятном фотопериоде, но только медленнее, чем на благоприятной длине дня. Следовательно, эти растения обладают более слабым фотопериодическим контролем, чем те виды, которые были использованы в ранее описанных опытах.

Рис. 96. Фотопериодическая реакция растений рудбекии с корнями и без корней (фото 7.IX 1949 г.)

а — бутонизирующее растение с корнями на питательной смеси; б — бутонизирующее растение с корнями на воде; в — розеточное растение без корней на воде

Рис. 97. Роль корней в фотопериодической реакции растений рудбекии

а — бутонизирующее растение с корнями; б — стрелкующееся растение с вновь образовавшимися корешками; в — розеточное растение без корней. Все растения на питательной смеси



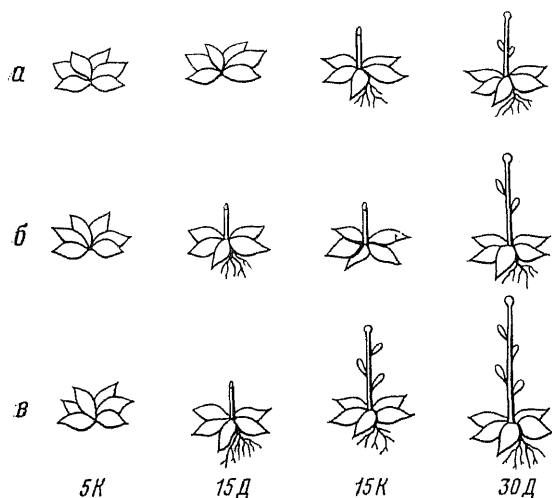


Рис. 98. Роль корней в росте стеблей и цветении розеточных растений рудбекии

а — без корней во время индукции 15 длинными днями,

б — без корней в течение 15 коротких дней после индукции,

в — с корнями во время и после индукции

Выяснилось, что корни растений в условиях неблагоприятного фотопериода оказывают заметное коррелятивное ингибирование на генеративный морфогенез стеблевых почек. Вегетативные стеблевые почки после освобождения их от регуляторных корреляций, сдерживающих зацветание в составе целого растения, способны перейти к генеративному морфогенезу при их культивировании *in vitro* в изолированном виде и без корней. Если же отсаженные в пробирку почки регенерировали корни, то дифференциация цветков не наступала и почки продолжали развиваться по вегетативному пути. Таким образом, выяснилось, что тормозящее влияние корней на цветение проявляется только в условиях длины дня, неблагоприятной для цветения, т. е. у короткодневной мари в условиях длинного дня, а у длиннодневного норичника в условиях короткого дня. В условиях же благоприятного фотопериода растения зацветают одинаково быстро с корнями и без корней.

Все эти данные следует рассматривать в связи с более ранними исследованиями, весьма ярко вскрывающими синтетическую деятельность корневых систем. Такими являются опыты с прививками [Шмук, 1946; Dawson, 1942; Ильин, 1955], показавшие, что местом образования алкалоидов являются корни; кроме того, А. С. Оканенко и Н. В. Вандюк [1939] вскрыли специфичность корней различных сортов сахарной свеклы к сахаронакоплению, а А. А. Прокофьев [1948] и позднее Л. П. Жданова [1954] показали, что синтез каучука у кок-сагыза и тау-сагыза происходит в корнях растений.

Чрезвычайно ярко роль корневых систем в жизнедеятельности растений как органов специфических превращений была показана в исследованиях Д. А. Сабина [1949] и его учеников, а позднее в работах Е. И. Ратнера и И. И. Колосова [1954] и ряда других последователей.

ЦВЕТЕНИЕ КОРОТКОДНЕВНЫХ И ДЛИННОДНЕВНЫХ ВИДОВ ПРИ ВЗАИМНЫХ ПРИВИВКАХ

Во многих исследованиях было показано, что цветение растений короткодневных видов в условиях длинного дня вызывается при их прививке на цветущие растения длиннодневных видов, и, наоборот, цветение растений длиннодневных видов в условиях короткого дня вызывается их прививкой на цветущие растения короткодневных видов [Melchers, Lang, 1941; Lang, Melchers, 1948; Khudairi, Lang, 1954; Carr, Melchers, 1954; Van de Pol, 1972; Jacques, 1973].

В этом направлении нами были проведены опыты с прививками растений-привоев короткодневного табака Мамонт на цветущие растения-подвои длиннодневного табака Сильвестрис в условиях длинного дня и растений-привоев табака Сильвестрис на цветущие растения-подвои табака Мамонт в условиях короткого дня [Чайлахян и др., 1977]. В опыте с прививкой растений табака Мамонт на цветущие растения табака Сильвестрис до начала опыта растения табака Мамонт выдерживали на длинном дне, а растения табака Сильвестрис сначала на коротком, а потом на длинном дне.

К началу опыта растения табака Мамонт, достигшие 5-месячного возраста, находились в вегетативном состоянии, а табака Сильвестрис — в фазе бутонизации. После прививки верхушек табака Мамонт на декапитированные подвои табака Сильвестрис привитые растения целиком помещали в условия длинного дня. У привоев систематически удаляли все крупные листья, у подвоев — все боковые побеги.

В качестве контроля к привитым растениям были взяты непривитые растения табака Мамонт, все время находившиеся на длинном дне.

В результате опыта выяснилось, что при прививке растений короткодневного табака Мамонт на цветущие растения длиннодневного табака Сильвестрис в условиях длинного дня привои табака Мамонт бутонизируют и цветут за счет поступающих из подвоев табака Сильвестрис гормональных веществ цветения (рис. 99).

В опыте с прививкой растений длиннодневного табака Сильвестрис на цветущие растения короткодневного табака Мамонт в качестве привоев были взяты 6-месячные розеточные растения табака Сильвестрис, выращенные на коротком дне, и в качестве подвоев — 6-месячные стебельные растения табака Мамонт, выращенные сначала на длинном, а потом на коротком дне. Розетки табака Сильвестрис после удаления всех крупных листьев прививали на декапитированные растения табака Мамонт. Опытные привитые растения целиком содержали на коротком дне. В качестве контроля были взяты привитые растения, у которых

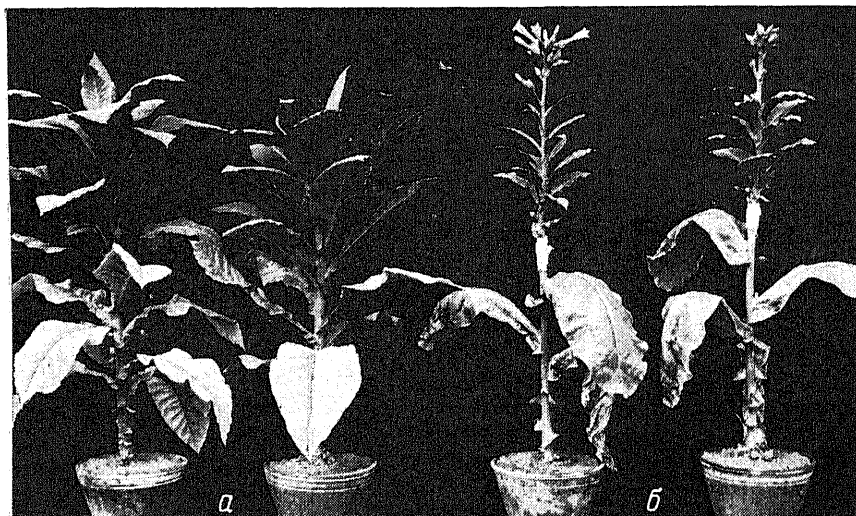


Рис. 99. Цветение привоев табака Мамонт при их прививке на подвой табака Сильвестрис в условиях длинного дня (б) (фото 25.IX 1974 г.)

a — контрольное растение табака Мамонт на длинном дне

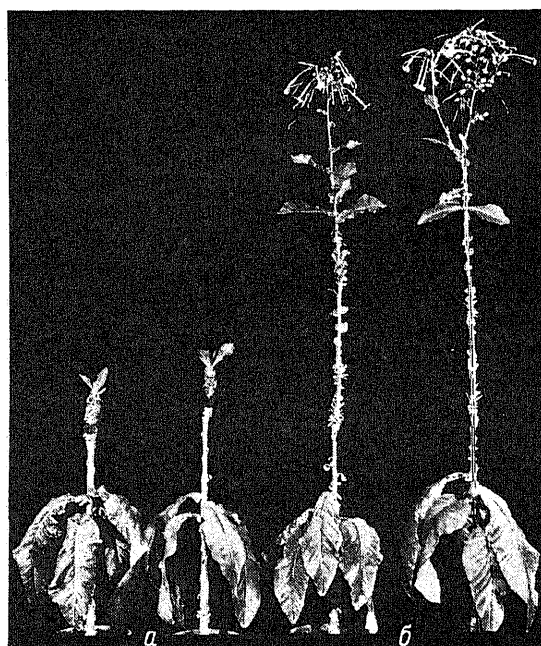


Рис. 100. Индукция цветения привоев табака Сильвестрис при их прививке на подвой табака Мамонт (б) в условиях короткого дня (фото 15.III 1977 г.)

a — контрольные привитые растения табака Сильвестрис на растения табака Мамонт в условиях дифференцированного фотопериодического режима: привои на коротком, а подвой на длинном дне

привои — розетки табака Сильвестрис — находились на коротком дне, а подвои табака Мамонт продолжали оставаться на длинном дне. У привоев систематически удаляли все листья, у подвоев — все боковые побеги.

В итоге оказалось, что при прививке растений длиннодневного табака Сильвестрис на цветущие растения короткодневного табака Мамонт в условиях короткого дня привои табака Сильвестрис образуют стебли, бутонизируют и цветут за счет поступающих из подвоев табака Мамонт гормональных веществ цветения.

Состояние опытных и контрольных привитых растений в конце опыта представлено на рис. 100.

Результаты обоих опытов показали, что цветение привоев короткодневного табака Мамонт на длинном дне наступает при их прививке на цветущие растения длиннодневного табака Сильвестрис, цветение привоев длиннодневного табака Сильвестрис на коротком дне наступает при их прививке на цветущие растения короткодневного табака Мамонт.

Кроме того, следует отметить, что скорость бутонизации и цветения привоев табака Мамонт на длинном дне, привитых на цветущие растения Сильвестрис, значительно больше, чем у привоев табака Сильвестрис на коротком дне, привитых на цветущие растения табака Мамонт. Это различие находит объяснения в описанных в гл. IV опытах, свидетельствующих о том, что листья длиннодневного табака Сильвестрис на коротком дне обладают значительно большим ингибирующим цветение действием, чем листья короткодневного табака Мамонт на длинном дне [Lang et al., 1977].

ИНИЦИАЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ КОРТОКДНЕВНЫХ И ДЛИННОДНЕВНЫХ ВИДОВ В НЕПРЕРЫВНОЙ ТЕМНОТЕ

Способность к цветению заложена в природе каждого растительного вида независимо от характера его фотопериодической реакции. Она, безусловно, связана с наличием наследственной программы цветения, имеющейся в генотипе растения. Проявление способности к цветению, ее реализация в природных условиях встречается с условиями либо благоприятными и способствующими, либо неблагоприятными и задерживающими этот процесс. При этом, как было отмечено Д. А. Сабининым [1963], К. Уоддингтоном [1964] и другими исследователями, развитию растений свойственна многовариантность. Она осуществляется разными путями в зависимости от внешних условий и внутреннего состояния организма.

Исследование альтернативных путей перехода к цветению позволяет изучать разные механизмы возникновения генеративного состояния и открывает возможности для регуляции разви-

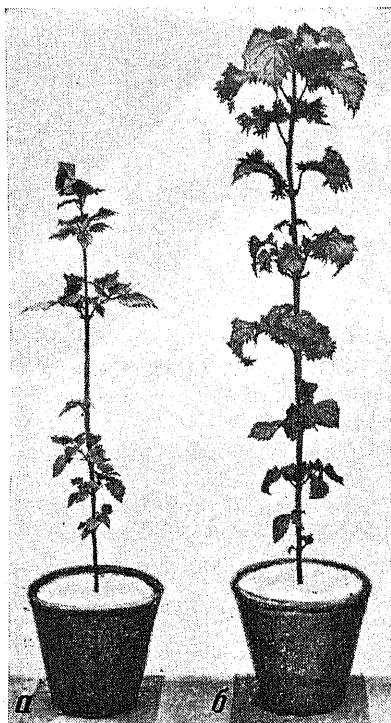


Рис. 101. Цветение периллы под влиянием непрерывной темноты (фото 7.X 1947 г.)

- а — растение, выращенное на длинном дне и получившее 35 дней непрерывной темноты, с бутонами и одинокими цветками;
б — контрольное растение, все время находившееся на длинном дне

тия. Известно, например, что смена благоприятной длины дня и ночи, вызывающая цветение у фотопериодически чувствительных групп, является не единственным фактором, обуславливающим переход растений от вегетативного состояния к генеративному. Дремлющие потенции свойственной растениям способности к цветению ярко проявляются в непрерывной темноте, когда создаются условия для их питания и они успевают формировать бутоны и цветки.

При выращивании растений из семян в непрерывной темноте у некоторых видов, имеющих крупные семена с большим запасом питательных веществ (горох, кукуруза, конские бобы, фасоль, тыква, гречиха), на этиолированных сеянцах появляются зачатки цветочных органов [Чайлахян, Рупчева, 1946; Spöehr, 1942; Gentcheff, Gustaffson, 1946]. Исследования по влиянию на рост и развитие растений непрерывной темноты показали, что однолетние и двухлетние растения независимо от характера их фотопериодической реакции и при наличии достаточного запаса питательных веществ способны в непрерывной темноте к образованию бутонов и цветков, а также органов вегетативного размножения [Чайлахян, 1958а]. В большинстве случаев это фотопериодически нейтральные виды, индифферентно относящиеся к смене периодов света и темноты.

В наших опытах была выявлена также принципиальная возможность формирования цветочных органов в непрерывной темноте у фотопериодически чувствительных видов. Крупные вегетирующие растения короткодневного вида периллы красной, обладающей качественной фотопериодической реакцией, переставляли с длинного дня или непрерывного света в непрерывную темноту. Через 1 мес образовались бутоны, впоследствии распустившиеся в цветки уже после перестановки на длинный день [Чайлахян, 1948в] (рис. 101).

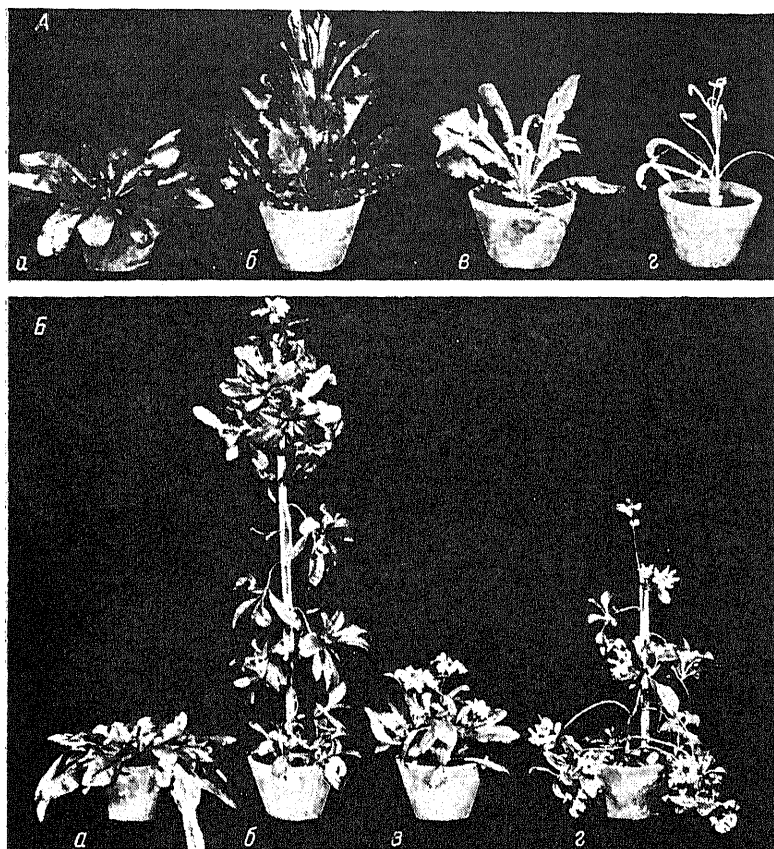


Рис. 102. Действие и последствие непрерывной темноты и обработки гиббереллином A_3 на рост и развитие растений рудбекии

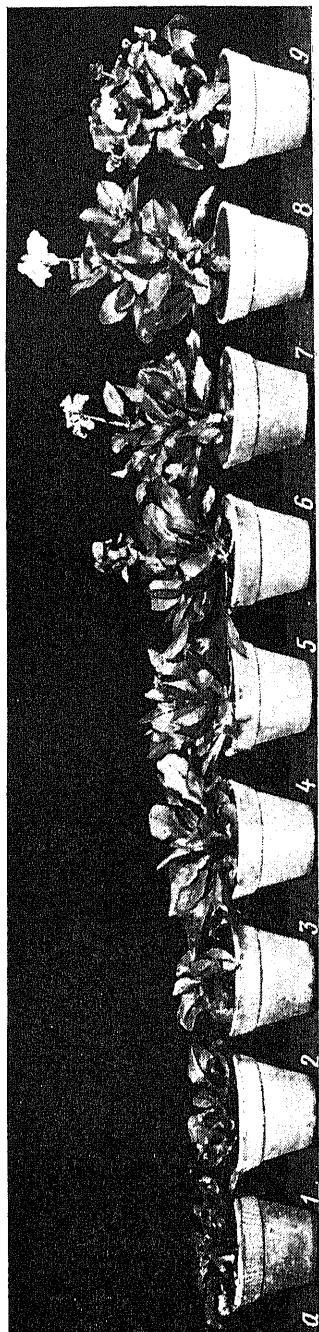
Вид растений: А — на 1-й, Б — на 78-й день после окончания воздействия темноты и гиббереллином; а — находились все время на коротком дне; б — обработанные гиббереллином на коротком дне; в — получившие 21 день непрерывной темноты; г — обработанные гиббереллином в период темноты

В опытах с длиннодневным видом, также обладающим качественной фотопериодической реакцией, — рудбекией двухцветной (*Rudbeckia bicolor*) — показано, что у крупных розеточных растений, переставленных с короткого дня в непрерывную темноту, начиналось формирование стеблей, а спустя месяц — образование зачатков цветков у отдельных экземпляров, но растения к этому времени были истощены и погибали [Чайлахян, Самыгин, 1948].

Значительно позднее нами совместно с В. Г. Кочанковым [Чайлахян и др., 1976, 1977; Кочанков и др., 1978] были предприняты опыты с целью добиться инициации цветочных зачатков и позднее цветков у крупных розеточных растений рудбекии с помощью воздействия непрерывной темнотой. Имея в виду

сравнительно слабую устойчивость растений рудбекии к длительному пребыванию в темноте, опыт ставился по такой схеме: крупные розетки рудбекии, выращенные на коротком дне, переставляли в непрерывную темноту сроком до 13 дней, а затем переносили или опять на короткий, или на длинный день. В отдельных вариантах опыта растения обрабатывали гиббереллином. Растения, выдержанные по схеме короткий день — темнота — длинный день, образовали в темноте цветочные зачатки, а потом после перестановки на длинный день тронулись в рост, образовали крупные стебли с полноценными цветками. Растения, выдержанные по схеме короткий день — темнота — короткий день, также оправились, но росли медленнее и образовали цветки позднее. Растения, получившие непрерывную темноту, имели карликовую форму (рис. 102). Такую же карликовую форму цветущие растения рудбекии имеют при индукции цветения растений высокой температурой [Murneek, 1940] или анаэробными условиями [Чайлахян, Константинова, 1962]. Бутонизация и цветение растений, не обработанных и обработанных гиббереллином в темноте, наступали после перемещения на короткий день практически одновременно. Обработка же гиббереллином на коротком дне резко ускоряла бутонизацию и цветение.

Растения рудбекии, находившиеся до и после воздействия непрерывной темнотой в неиндуктивных условиях короткого дня, стеблевались и переходили к цветению, образуя нормально развитые цветки и семена, хотя при обработке темнотой цветение наступало гораздо позднее (на 15—20 дней), чем при воздействии соответствующим числом длинных фотопериодов. Минимальный срок воздействия непрерывной темнотой



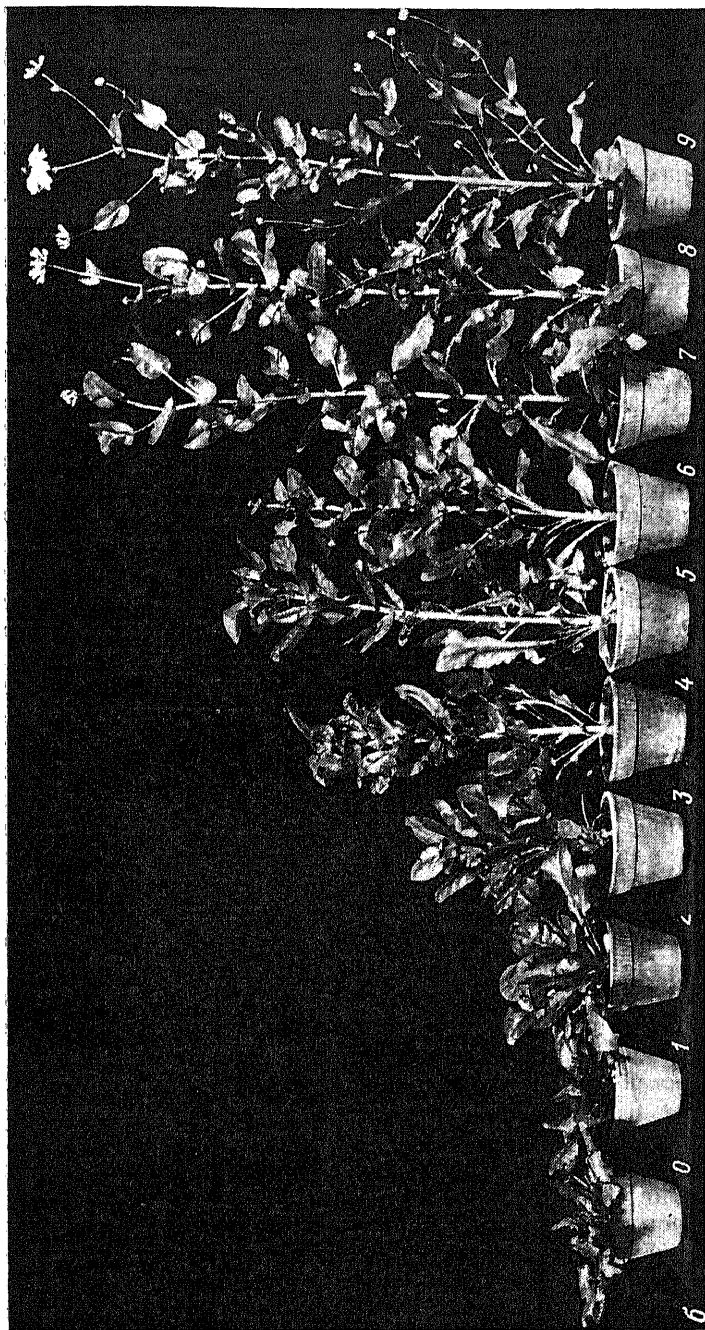


Рис. 103. Влияние различных сроков непрерывной темноты (а) и длинного дня (б) на рост и развитие рудбекии. Вид растений на 55-й день после окончания опыта и перемещения на короткий день: а: 1 — контрольные растения на ко-

ротком дне, 2—9 — после экспозиции в темноте в течение 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16 дней; б: 0 — контрольные растения на коротком дне, 1—9 — после экспозиции на длинном дне в течение 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17 дней

до наступления цветения растений рудбекии составлял 8—14 дней (рис. 103).

Сравнение действий длинного дня и непрерывной темноты на цветение рудбекии показало, что при индукции длинным днем розеточные растения рудбекии образуют высокие стебли (100—120 см) и зацветают быстро, а после пребывания в непрерывной темноте образуют карликовые стебли (10—20 см) и зацветают с задержкой по сравнению с воздействием длинным днем. Как показали наши исследования, разница в морфогенезе цветущих растений после воздействия длинным днем или непрерывной темнотой находит отражение в динамике активности природных регуляторов роста.

Динамика активности веществ со свойствами гиббереллинов, ауксинов и абсцизовой кислоты в листьях рудбекии изучалась в условиях 9-часового короткого дня, естественного длинного дня и в условиях непрерывной темноты [Кочанков и др., 1979].

В условиях короткого дня растения находились в вегетативном состоянии и в их листьях наблюдался постоянный высокий уровень активности абсцизовой кислоты и ауксинов, а также низкий уровень гиббереллинов, который повышался с возрастом.

Изменения уровней активности гиббереллинов и ауксинов в период начала стеблевания (в первые 6—10 дней воздействия), наступившего одновременно под влиянием как длинного дня, так и непрерывной темноты, имели сходные тенденции — возрастание активности гиббереллинов и падение активности ауксинов. Однако по активности абсцизовой кислоты между вариантами имелось существенное различие — активность ингибитора снижалась на длинном дне и оставалась на высоком уровне в непрерывной темноте.

Таким образом, отсутствие цветочных стеблей в условиях короткого дня или их замедленный рост в условиях непрерывной темноты зависят не только от уровня содержания гиббереллинов и ауксинов, но и от высокого содержания ингибиторов роста, в частности абсцизовой кислоты. Формирование стеблей у длиннодневного вида рудбекии после пребывания в непрерывной темноте и зацветание их на коротком дне без воздействия длинным днем можно объяснить изменением гормонального баланса, в первую очередь гиббереллинов и ингибиторов роста.

Встает вопрос, почему в неиндуктивных условиях растения не переходят к цветению — являются ли решающими при этих условиях факторы активной задержки цветения [Denffler, 1950] или же потому, что нет условий для образования гормонов цветения [Чайлахян, 1964].

Анализ вопроса о переходе к цветению растений однолетних короткодневных и длиннодневных видов в непрерывной темноте приводит к выводу, что в регуляции цветения этих видов действующими являются не только ингибирующие факторы или факторы стимулирующие, а обе системы факторов. Растения, попадая в неблагоприятные условия внешней среды, не цветут бла-

годаря возникающему в них такому сочетанию внутренних условий, где преобладают активно действующие факторы ингибции. Наоборот, в условиях внешней среды, благоприятной для цветения, в растениях преобладают действующие активно факторы стимуляции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные в этой главе главные закономерности онтогенеза растений (основные этапы индивидуального развития, возрастные изменения, вегетативный рост и репродуктивное развитие, взаимодействие с внешней средой) раскрывают многообразную картину жизнедеятельности растений, начиная от возникновения зародыша до отмирания растения, прошедшего весь свой жизненный цикл.

В этой общей сложной картине особенное значение имеет взаимодействие развивающегося растения с меняющимися условиями внешней среды и необычайно выраженная способность растений к адаптации, совершенствованию приспособительных свойств к преодолению неблагоприятных условий для роста и развития.

Одним из наиболее ярких проявлений зависимости развития от условий внешней среды является фотопериодический контроль цветения длиннодневных и короткодневных видов растений. Эта четкая зависимость, давшая в руки исследователей возможность строго контролировать развитие с помощью определенной длины дня, сделала короткодневные и длиннодневные виды растений наиболее удобным объектом для изучения сложных систем регуляции цветения.

На основании изложенного материала можно выдвинуть следующие итоговые положения.

Цветение растений короткодневных и длиннодневных видов является результатом функциональной деятельности всех трех органов— листьев, стеблевых почек и корней. Комплекс флоригена, или гормонов цветения, имеет общую природу для короткодневных и длиннодневных видов.

Цветение происходит под влиянием определенного соотношения гормонов цветения и веществ ингибирующей природы. Это соотношение может достигаться не только при благоприятных фотопериодах, но и под влиянием других факторов, например в непрерывной темноте.

РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ ДЛИННО-КОРОТКОДНЕВНЫХ И КОРОТКО-ДЛИННОДНЕВНЫХ ВИДОВ

Изучение характера фотопериодической реакции растений показало, что, помимо основных трех групп— длиннопериодических, короткопериодических и нейтральных видов, имеются виды длинно-короткопериодических, которые зацветают только при последовательном пребывании сначала на длинном, а потом на коротком дне, и виды коротко-длиннопериодических, которые, наоборот, зацветают только при последовательной смене короткого дня на длинный. Впервые длинно-короткопериодические виды *Bryophyllum crenatum* и *B. tubiflorum* (*B. verticillatum*) были открыты Досталем [Dostal, 1949a, b], а затем к ним были добавлены *B. daigremontianum*, *Aloe bulbilifera*, многие виды *Kalanchoe* [Resende, 1952, 1954], *Cestrum nocturnum* [Sachs, 1956] и др. Позднее были найдены коротко-длиннопериодические виды [Chouard, 1957; и др.].

К коротко-длиннопериодическим растениям, зацветающим на длинном дне после предварительного воздействия в течение определенного срока короткого дня, относятся *Campanula media* L. [Wellensiek, 1960b], *Trifolium repens* L. [Thowas, 1961], *Scabiosa succisa* L. [Chouard, 1957], *Coreopsis grandiflora* Nutt. [Ketellapier, Barbaro, 1966], некоторые сорта *Dactylis glomerata* L. [Стефанович, 1973]. По результатам исследований И. К. Киршина [Киршин и др., 1973], к этой фотопериодической группе можно, вероятно, отнести *Bromus inermis* Leyss.

Коротко-длиннопериодические виды в первой фазе находятся в розеточном состоянии и для ускорения образования стеблей испытывают потребность не только в длинном дне, но и в пониженных температурах, и в этом отношении они составляют как бы промежуточные формы между яровыми и озимыми. В опытах с *Campanula media* растения без пониженной температуры не цвели [Wellensiek, 1960]. Вместе с тем, как показали другие опыты [Ketellapier, Barbaro, 1966], у растений *Coreopsis grandiflora* во второй фазе влияние длинного дня можно было заменить опрыскиванием гиббереллином.

ГИПОТЕЗЫ О ГОРМОНАЛЬНОЙ ПРИРОДЕ ЦВЕТЕНИЯ ДЛИННО-КОРОТКОДНЕВНЫХ ВИДОВ

Наиболее хорошо изучены длинно-короткодневные виды рода *Bryophyllum*. В исследованиях Резенде [Resende, 1952, 1954, 1959] было показано, что для зацветания каждого из этих видов требуется определенная продолжительность периодов длинных и коротких дней; длинный день может быть заменен коротким днем с прерыванием темного периода суток светом, как это было показано ранее для короткодневных видов; короткодневная реакция осуществляется, если не превышена критическая длина дня; для прохождения обеих ступеней фотопериодической реакции необходимы определенные температурные условия. Основываясь на результатах своих многочисленных опытов, автор сделал предположение, что цветение длинно-короткодневных видов *Bryophyllum* стимулируется в результате одновременного действия двух веществ: ауксина, образующегося на длинном дне, и антиауксина, образующегося на коротком дне, причем необходимо определенное соотношение в содержании этих веществ.

После того как было установлено, что под влиянием обработок гиббереллином растения *B. daigremontianum* способны цвести, оставаясь все время на коротком дне [Bünsow, Harder, 1956a], Пеннером [Penner, 1960] было предпринято детальное исследование влияния гиббереллина на цветение растений трех видов: *B. daigremontianum*, *B. crenatum* и *B. tubiflorum*. Это исследование показало, что эффект гиббереллина в условиях короткого дня достигается лишь при определенном его количестве и при определенном минимуме коротких дней, а также в определенных границах длины дня, во всех случаях действие гиббереллина заменяет влияние длинного, но не короткого дня. Основываясь на опытах своих и Сакса [Sachs, 1956] с растениями *Cestrum nocturnum*, Пеннер [Penner, 1960] выдвинул предположение о том, что цветение растений длинно-короткодневных видов наступает в то время, когда в листьях одновременно и в определенных количествах образуются два вещества: «вещество длинного дня» (гиббереллин) и «вещество короткого дня».

В дальнейших опытах Ланга и Зеефарта [Zeevaart, Lang, 1962, 1963] с *B. daigremontianum* было показано, что при прививке на подвои, индуцированные к цветению перестановкой с длинного дня на короткий или обработкой гиббереллином на коротком дне, привои *B. daigremontianum*, все время находившиеся на длинном или коротком дне, начинают цвести независимо от их возраста; также при воздействии ретардантом ССС цветение ингибируется, но при одновременной обработке гиббереллином задержка цветения полностью преодолевается. Авторы пришли к выводу, что в зацветании растений *B. daigremontianum* принимают участие два вещества: гиббереллин, синтез которого значительно усиливается при перестановке растений с длинного дня на короткий, и флориген, образующийся на коротком дне;

при этом гиббереллин может рассматриваться как предшественник флоригена.

Нетрудно видеть, что во всех случаях, когда исследователи выдвигали рабочие гипотезы по поводу гормональной природы фотопериодической реакции длинно-короткодневных видов, все они приходили к одному и тому же выводу о существовании двух веществ (или двух групп веществ), синтез и соотношение которых принимались как определяющие факторы для зацветания растений: ауксин и антиауксин Резенде, «вещество длинного дня» (гиббереллин) и «вещество короткого дня» Пеннера, гиббереллин и флориген Ланга и Зеефарта. Происходило это в силу того, что фотопериодическая реакция длинно-короткодневных видов является двухступенчатой и, естественно, что прохождение обеих ступеней связывалось с функциональной деятельностью двух гормонов (или двух групп гормонов), специфических и отличающихся друг от друга.

ВЛИЯНИЕ ДЛИНЫ ДНЯ И ГИББЕРЕЛЛИНА НА ЦВЕТЕНИЕ ДЛИННО-КОРТОКДНЕВНЫХ ВИДОВ

Ранее наши исследования [Чайлахян, 1958г] над длиннодневными и короткодневными видами, обладающими более простой фотопериодической реакцией, привели нас к выводу, что зацветание всех однолетних семенных растений наступает при образовании двух групп гормонов: 1) гиббереллинов, обуславливающих рост и образование цветочных стеблей, и 2) антезинов, обуславливающих непосредственно образование цветков. Позднее нами [Чайлахян, 1964; Chailakhyan, 1968] было предложено объяснение гормональной природы фотопериодической реакции длинно-короткодневных видов в свете этого представления: на длинном дне образуются гиббереллины, на коротком — вещества типа антезинов, в результате взаимодействия между ними наступает цветение растений.

С 1967 г. нами совместно с Л. И. Яниной была начата работа по экспериментальному изучению природы фотопериодической реакции длинно-короткодневных видов. Ниже приводятся результаты тех опытов, которые проводились по изучению влияния на цветение растений длины дня и гиббереллина [Чайлахян и др., 1968].

В качестве опытных объектов использовали растения двух длинно-короткодневных видов — *B. daigremontianum* и *B. tubiflorum*.

Наиболее примечательной особенностью длинно-короткодневных видов *B. tubiflorum*, связанной с самим открытием их, является строгая последовательность в смене длины дня (сначала длинный, потом короткий день), необходимая для зацветания растений.

Нарушение этой последовательности неизбежно приводит к тому, что растения остаются в вегетативном состоянии. Вместе с

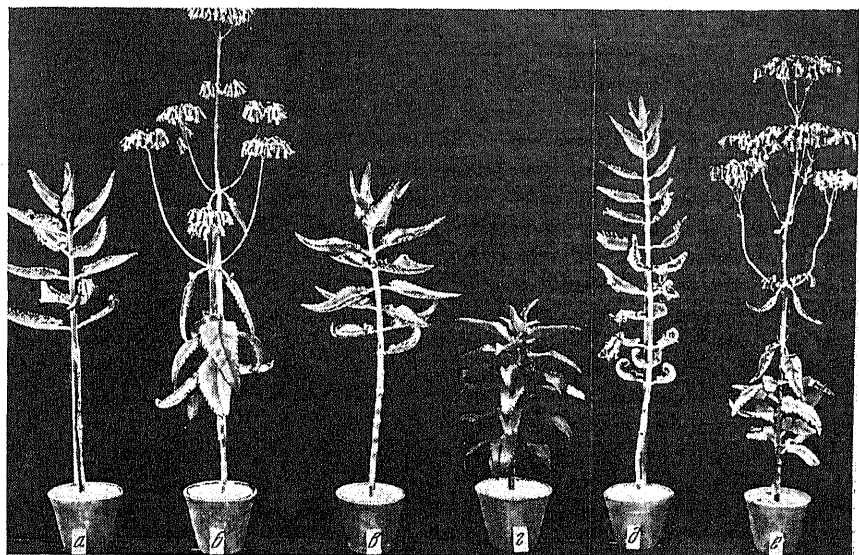


Рис. 104. Влияние длины дня и гиббереллина на цветение растений длинно-короткодневного вида *Bryophyllum daigremontianum* (фото 1.X 1969 г.)

а — длинный день, б — длинный, затем короткий день, в — короткий, затем длинный день, г — короткий, д — длинный день и обработка гиббереллином, е — короткий день и обработка гиббереллином

тем удалось заменить пребывание растений на длинном дне обработкой их гиббереллином [Bünsow, Harder, 1956a; Bünsow et al., 1958], и это явилось второй примечательной особенностью развития этих видов. Для сравнительного изучения этих особенностей нами и были поставлены описанные ниже опыты.

Растения *B. daigremontianum* выращивали из эпифитных почек в оранжерее и вегетационном домике. Часть растений выращивали на длинном дне, часть — на коротком, 9-часовом, дне. В опыты обычно брали растения годичного возраста, имеющие 10 и более пар листьев.

Взрослые растения были разделены на 6 вариантов: 1) длинный день; 2) длинный, затем короткий день; 3) короткий, затем длинный день; 4) короткий день; 5) длинный день+гиббереллин; 6) короткий день+гиббереллин.

Обработку растений гиббереллином производили путем опрыскивания надземных частей растения 0,01%-ным раствором. Из всех 6 вариантов бутонизация и цветение наступили только при перестановке растений с длинного дня на короткий (вариант 2) и при обработке растений гиббереллином на коротком дне (вариант 6). Ни перестановка в обратном направлении, с короткого дня на длинный, ни обработка растений гиббереллином на длинном дне не вызвали бутонизации и цветения.

На рис. 104 видно, что при опрыскивании растений раствором гиббереллина в условиях длинного дня заметно усиливаются рост стеблей и листовых почек.

Таким образом, основными факторами, определяющими цветение длинно-короткодневных видов *Gruophyllum*, являются влияние короткого дня и воздействие гиббереллином. Значительный интерес представляет изучение того минимального числа коротких дней и того минимального количества гиббереллина, которые необходимы для зацветания растений.

Относительно минимального числа коротких дней, необходимого для цветения растений, уже имелись данные для *B. srenatum*.

Оказалось, что при перестановке с длинного дня на короткий достаточно 9 коротких дней, а при обработке гиббереллином на коротком дне даже 6 дней [Penner, 1960]. Соответствующий опыт был поставлен нами с видами *B. daigremontianum* и *B. tubiflorum*.

Взрослые растения *B. tubiflorum* были разделены на 7 вариантов. Растения всех вариантов в течение месяца 4 раза с недельными интервалами опрыскивали раствором гиббереллина и они в течение этого месяца получили различное число коротких дней: 0, 5, 10, 15, 20, 25 и 30. Оказалось, что только при 15-дневной индукции коротким днем наступает полное цветение растений, при 10-дневной индукции идет образование «вегетативных соцветий», а при 5-дневной растения полностью остаются в состоянии вегетативного роста (рис. 105, А). Аналогичные результаты для *B. daigremontianum* были получены Зеефартом [Zeevaart, 1969a, b, c], причем 15 коротких дней в его опытах оказались необходимыми для цветения как при перестановке растений с длинного дня на короткий, так и при обработке гиббереллином на коротком дне.

Что касается минимального количества гиббереллина, необходимого для индукции цветения растений, то Пеннером [Penner, 1960] было показано, что для цветения *B. tubiflorum* достаточно капельной обработки в течение 10 дней общим количеством гиббереллина в 25 мкг, а для цветения *B. srenatum* — в течение 3 дней общим количеством 0,75 мкг.

В нашем опыте растения *B. tubiflorum* в возрасте 1 мес на коротком дне опрыскивали 0,01%-ным раствором гиббереллина 1—5 раз. Количество гиббереллина, получаемое растением при одном опрыскивании, приближается к 25 мкг. Одного опрыскивания гиббереллином было достаточно для полного цветения растений (рис. 105, Б).

Значительным представляется тот факт, что одно опрыскивание растений 0,01%-ным раствором гиббереллина заменяет 2-месячную индукцию длинным днем.

Подытоживая результаты приведенных здесь опытов, следует подчеркнуть, что минимальные величины фотопериодической и химической индукции цветения растений длинно-короткодневных

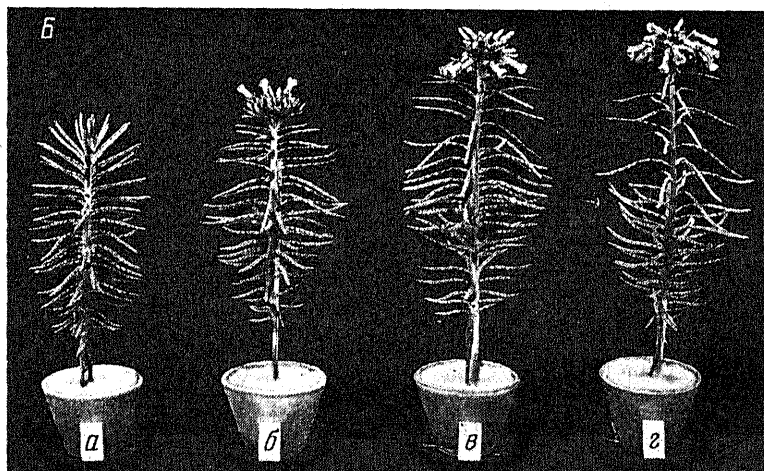
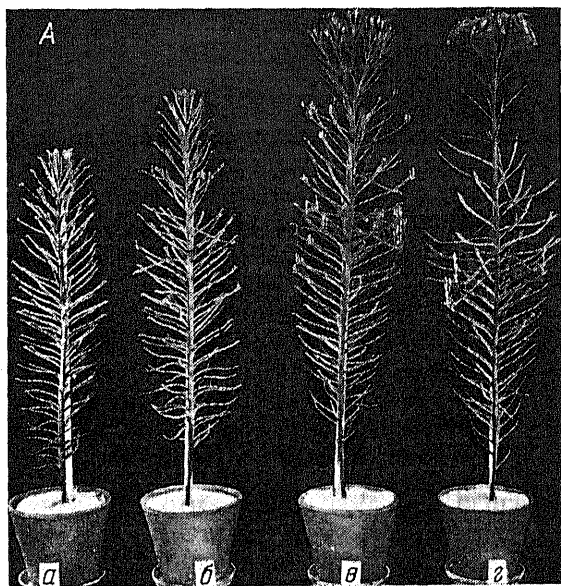
Рис. 105. Влияние разного числа коротких дней и разного числа обработок гиббереллином на цветение растений длинно-короткодневного вида *Brachophyllum tubiflorum* (фото 1.X 1969 г.)

А — все растения в течение месяца получали обработку гиббереллином:

а — контроль,
б — 5 коротких дней,
в — 10 коротких дней,
г — 15 коротких дней;

Б — растения в течение месяца находились на коротком дне:

а — контроль,
б — одно опрыскивание,
в — два опрыскивания,
г — три опрыскивания



видов, будучи в абсолютном выражении невысокими, вместе с тем являются критическими, так как 15-дневная индукция коротким днем влияет на скорость бутонизации и цветения так же, как 20, 25, 30-дневная, а 2 опрыскивания гиббереллином влияют так же, как 3—5 опрыскиваний.

ЦВЕТЕНИЕ РАСТЕНИЙ РАЗНОГО ВОЗРАСТА ДЛИННО-КОРОТКОДНЕВНЫХ ВИДОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ГИББЕРЕЛЛИНА

Реакция цветения длинно-короткодневных видов *Bryophyllum*, наступающая при последовательной смене длинного дня на короткий, осуществляется только у взрослых растений в возрасте не менее одного года [Penner, 1960] и имеющих 10–12 и более пар крупных, хорошо развитых листьев [Zeevaart, 1962]. Более молодые растения при такой смене фотопериодического режима не цветут.

В связи с этим ставился вопрос, связано ли это с недостаточным образованием у молодых растений метаболитов, необходимых для цветения, или с неспособностью стеблевых почек ювенильных растений реагировать на поступающие из листьев метаболиты. Опыты с прививками верхушек ювенильных растений на взрослые подвои, индуцированные к цветению сменой длины дня, показали [Zeevaart, 1962b], что молодые верхушки-привои так же быстро зацветают на длинном и коротком дне, как и привои, взятые со взрослых растений. Таким образом, стеблевые почки ювенильных растений вполне способны к дифференцировке цветочных органов под влиянием поступающих к ним метаболитов.

В известной мере это выяснилось после того, как было показано, что под влиянием гиббереллина в условиях короткого дня могут зацвести растения более молодые. Уже в работе Резенде и Виана [Resende, Viana, 1959] имеется указание на то, что очень молодые растения *B. proliferum* и *B. daigremontianum* зацветают на коротком дне при воздействии гиббереллином, а в опытах Пеннера [Penner, 1960], Вадхи и Мохан Рама [Wadhi, Mohan Ram, 1967] в таких же условиях зацветали растения *B. daigremontianum* и *B. calycinum*, обработанные в 3-месячном возрасте.

На основании этих данных нами был поставлен вопрос, имеют ли значение для перехода к цветению возрастные изменения растений или же переход зависит от уровня гиббереллинов в растениях. Для решения этого вопроса нами были взяты «детки» — миниатюрные растения, полученные из листовых почек *B. daigremontianum* разного возраста: крупные (с 3 парами мелких листочков, высотой 3 см), средние (с 2 парами мелких листочков, высотой 2 см) и мелкие (с 2 парами зачаточных листочков, высотой 1 см). Все растения находились на коротком дне, половину экземпляров каждого варианта обрабатывали гиббереллином, а другую оставляли в качестве контроля.

Результаты этого опыта были весьма отчетливы: все растения-детки независимо от возраста начали бутонизировать через 51 день. В это время крупные детки были высотой 23 см, средние 17 и малые 12 см; контрольные необработанные экземпляры имели высоту соответственно 6, 5 и 4 см. На рис. 106 показано состояние растений через 84 дня после начала опыта.

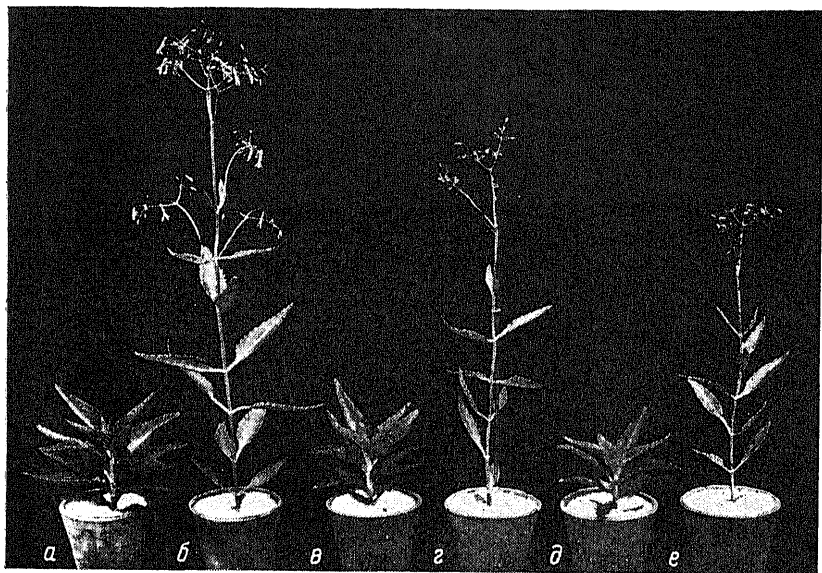


Рис. 106. Влияние гиббереллина на цветение деток — растений *B. daigremontianum* из листовых маргинальных почек разного возраста

Все растения находились на коротком дне. Возраст растений к началу опыта: *а, б* — 3 пары мелких листьев; *в, г* — 2 пары, *д, е* — 2 пары зачаточных листьев; *а, в, д* — контроль; *б, г, е* — растения, обработанные гиббереллином

Вместе с тем результаты проведенных опытов в дополнение к ранее полученным данным других исследователей о зацветании взрослых растений на коротком дне под влиянием гиббереллина [Dostal, 1950; Sachs, 1956; Bünsow et al., 1958] полностью обосновывают тот вывод, что метаболиты, вырабатываемые в листьях *Bryophyllum* на длинном дне и необходимые для цветения, являются гиббереллинами. Это находится в соответствии с высказанным ранее предположением [Dostal, 1949], что у длинно-короткодневных видов первая фаза цветения, проходящая на длинном дне, связана с образованием эндогенных гиббереллинов.

Результаты проведенных опытов показывают, что растения *B. daigremontianum* на коротком дне в любом возрасте способны к образованию цветочных органов при условии, что они обладают достаточным уровнем содержания гиббереллинов. По-видимому, у взрослых растений, имеющих не менее 10 пар крупных листьев, этот уровень достигается за счет образования природных гиббереллинов в условиях длинного дня, предшествующих их пребыванию на коротком дне. У ювенильных растений это достигается в любом возрасте путем введения гиббереллинов извне.

Это дало основание к постановке опыта, целью которого было получение цветения на побегах, развившихся из маргинальных почек изолированных листьев (Чайлахян и др., 1969).

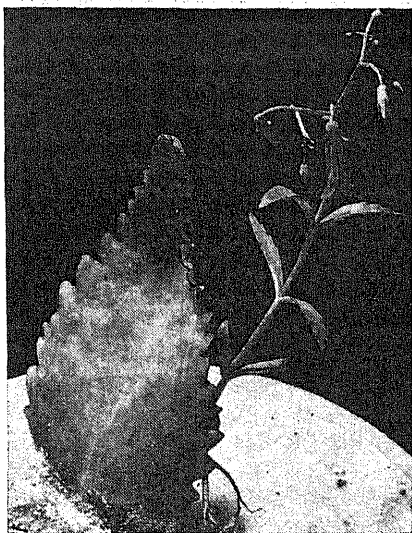


Рис. 107. Цветение побега, образовавшегося из эпифитной почки на укорененном листе *B. daigremontianum* под влиянием опрыскивания раствором гиббереллина в условиях короткого дня (фото 27.IX 1968 г.)

С взрослых растений *B. daigremontianum*, выращенных на длинном и коротком дне, срезали листья и укореняли их в пластмассовых чашках в песке с питательной смесью Кнопа в условиях короткого дня. Через 10 дней на всех листьях образовались листовые почки, после чего листья, образовавшие корни, были разделены на 3 группы, которые соответственно опрыскивали 0,01%-ным раствором гиббереллина, 0,01%-ным

раствором гетероауксина или 0,005%-ным раствором ССС. Проведенные наблюдения показали, что под влиянием гетероауксина листья стали более темно-зелеными, а возникшие из почек побеги имели хорошо развитые воздушные корни, при воздействии ретардантом ССС листья постепенно теряли окраску, а побеги задерживались в росте. Наиболее существенные изменения вызывало опрыскивание листьев и побегов раствором гиббереллина; через 80 дней началась бутонизация и через 92 дня — цветение побегов (рис. 107). Таким образом, оказалось возможным с помощью воздействия гиббереллином в условиях короткого дня вызвать цветение у молодых побегов, возникших из маргинальных почек и сохранивших связь с укорененными листьями.

РОЛЬ КОРНЕЙ

В ЦВЕТЕНИИ ДЛИННО-КОРОТКОДНЕВНЫХ ВИДОВ

Изучение роли корней в фотопериодизме и цветении растений показало, что в условиях благоприятной длины дня стебельные растения короткодневного вида — периллы красной — без корней зацветают примерно в одно время с контрольными растениями, имеющими корни. Стебельные растения длиннодневного вида — капусты абиссинской, лишенные корней, зацветают с отставанием от контрольных на несколько дней; розеточные растения рудбекии, лишенные корней, не цветут вовсе, так как образовавшиеся цветочные стебли не растут [Чайлахян, 1950а, 1960].

Для выяснения вопроса о роли корней в фотопериодизме и цветении длинно-короткодневных видов нами был поставлен опыт с растениями длинно-короткодневного вида *B. daigremontianum* [Чайлахян и др., 1970]. Известно, что при перестановке взрос-

лых растений этого вида с длинного дня на короткий, а также при постоянном пребывании растений на коротком дне и обработке гиббереллином растения зацветают [Чайлахян и др., 1969; Resende, 1953; Penner, 1960; Zeevaart, Lang, 1962].

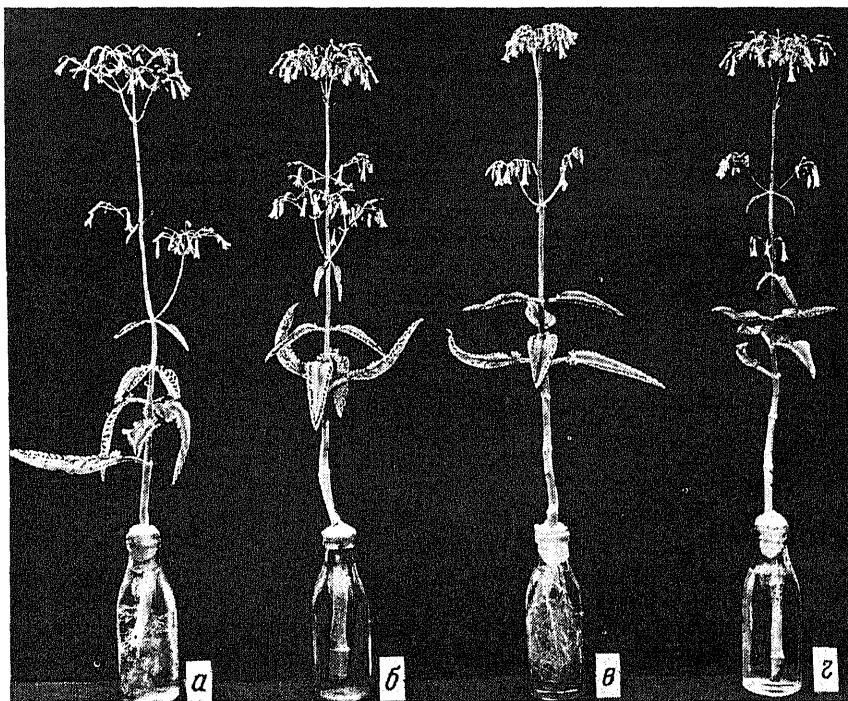
В связи с этим опыт ставили следующим образом. У взрослых 3-месячных растений, выращенных на длинном и коротком дне, срезали верхние части растений с крупными листьями и погружали в стеклянные банки с водой. Затем все растения ставили на короткий день. При этом опытные растения обрабатывали 0,01%-ным раствором гибберелловой кислоты путем нанесения на верхушку стебля по одной капле раствора ежедневно. На верхушки контрольных растений наносили по одной капле воды. У одной половины всех растений корни, вновь образующиеся на нижних частях стебля, оставляли, у другой — их удаляли. Схема опыта состояла из следующих вариантов: 1) длинный день, затем короткий день и обработка гиббереллином, с корнями; 2) то же, без корней; 3) длинный день, затем короткий день, с корнями; 4) то же, без корней; 5) все время короткий день и обработка гиббереллином, без корней; 6) то же, с корнями.

Как и следовало ожидать, растения с образовавшимися корнями бутонизировали и цвели во всех случаях (варианты 1, 3, 6). Одновременно с ними бутонизировали и цвели в соответствующих вариантах все растения, лишенные корней (варианты 2, 4, 5) (рис. 108). Обработка гиббереллином ускоряла бутонизацию и цветение растений, переставленных с длинного дня на короткий, сравнительно с контрольными, необработанными экземплярами. Вместе с тем при обработке гиббереллином скорость развития растений, переставленных с длинного дня на короткий или все время находившихся на коротком дне, была совершенно одинакова.

Проведенный опыт показывает, что у длинно-короткодневного вида *B. daigremontianum*, как и у короткодневного вида — периллы красной и длиннодневного вида — капусты абиссинской, корни и продукты их метаболизма не влияют на наступление и скорость цветения растений.

ВЛИЯНИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА И ИНГИБИТОРОВ РОСТА НА ЦВЕТЕНИЕ РАСТЕНИЙ ДЛИННО-КОРТОКДНЕВНЫХ ВИДОВ

Поскольку одним из решающих факторов зацветания растений длинно-короткодневных видов на первом этапе являются высокое содержание эндогенных гиббереллинов или обработка препаратом гиббереллина, возникла мысль о задержке цветения с помощью веществ, обладающих противоположным действием по отношению к гиббереллину. Таким веществом является ретардант ССС, противоположное действие которого по отношению к гиббереллинам в процессах роста и цветения показано достаточно убедительно [Resende, Viana, 1959; Wadhi, Mohan Ram, 1967].



Изучение ингибирующего действия ретардантов ССС и АМО-1618 на индукцию цветения у *V. daigremontianum* было впервые проведено Зеефартом и Лангом [Zeevaart, Lang, 1963]. Они показали, что цветение растений, вызываемое сменой длинного дня на короткий, полностью подавляется при внесении ССС в почву в количестве 1 г на растение в период воздействия коротким днем. Вместе с тем обработка верхушек и молодых листьев раствором гиббереллина в дозе 1,5 мкг на растение полностью преодолевает задерживающее цветение действие ретарданта. В дальнейшем эти результаты получили подтверждение в опытах с *V. calicinum* [Wadhi, Mohan Ram, 1967]. Представляло интерес изучение действия ССС на разные этапы фотопериодической реакции, в связи с чем нами был проведен опыт с *V. daigremontianum* [Чайлахян и др., 1970].

Взрослые растения *V. daigremontianum*, выращенные на длинном и коротком дне, были разделены на 3 группы. В первой группе растения все время находились на коротком дне и одновременно их опрыскивали растворами гиббереллина и ингибиторов роста — ретарданта ССС и трийодбензойной кислоты в течение 1 мес. Во второй группе растения выращивали на длинном дне, затем переставляли на короткий день и на коротком дне в течение 1 мес обрабатывали растворами ингибиторов. В третьей группе растения также выращивали на длинном дне и в течение

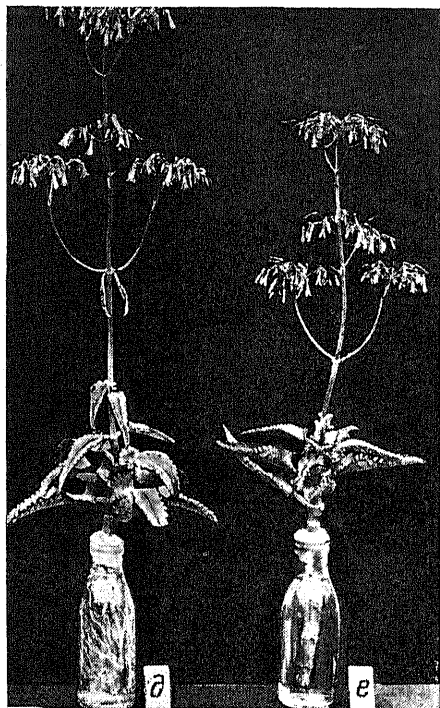


Рис. 108. Цветение растений *V. daigremontianum* под влиянием гиббереллина и различных условий фотопериодического режима

а, б — растения после перестановки с длинного на короткий день обрабатывали гиббереллином; в, г — не обрабатывали; д, е — растения все время находились на коротком дне и обрабатывались гиббереллином. а, в, д — растения с корнями; б, г, е — растения без корней

1 мес обрабатывали растворами ингибиторов, а затем переставляли на короткий день.

Выяснилось, что рост и развитие растений первой группы проходили примерно одинаково во всех вариантах. Небольшая задержка роста и наступления сроков бутонизации и цветения наблю-

далась при обработке растений трийодбензойной кислотой.

Таким образом, опыт показал, что при одновременной обработке растений гиббереллином и ингибиторами действие экзогенного гиббереллина преодолевает влияние вносимых извне ингибиторов роста. Эти результаты соответствуют и ранее полученным данным [Wadhi, Mohan Ram, 1967].

Во второй и третьей группах, где экзогенный гиббереллин не вводили, влияние ингибиторов проявилось весьма различно. Если они применялись после перестановки с длинного дня на короткий, в период экспозиции на коротком дне, то растения остались в вегетативном состоянии, т. е. не росли, не образовали бутонов и сохранили габитус, обычный для условий короткого дня (рис. 109, А). Если же ингибиторы применяли в период экспозиции на длинном дне, то после перестановки на короткий день растения интенсивно росли, бутонизировали и цвели (рис. 109, Б). Небольшое отставание от контрольных растений в росте было в тех вариантах, где применяли трийодбензойную кислоту, а по бутонизации и цветению — в вариантах с применением ССС.

Столь резкое различие в действии ингибиторов роста на зацветание *V. daigremontianum* в зависимости от времени их применения находит объяснение в том, что происходящий на длинном дне синтез эндогенных гиббереллинов в листьях происходит непрерывно и вводимые в растения ингибиторы не в состоянии



Рис. 109. Влияние гиббереллина и ингибиторов роста на цветение растений *V. daigremontianum* (фото 1.X 1969 г.)

Все растения находились сначала на длинном, потом на коротком дне.

А — обработку ингибиторами производили в период пребывания растений на коротком дне (растения сфотографированы в фазе цветения в контроле).

Б — обработку ингибиторами роста производили в период пребывания растений на длинном дне (растения сфотографированы в фазе бутонизации).

а — контроль, б — обработанные 0,1%-ным раствором ретарданта ССС, в — обработанные 0,001%-ным раствором триодбензойной кислоты

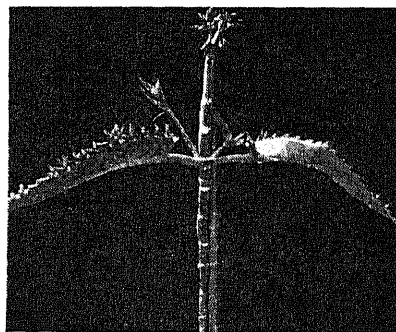
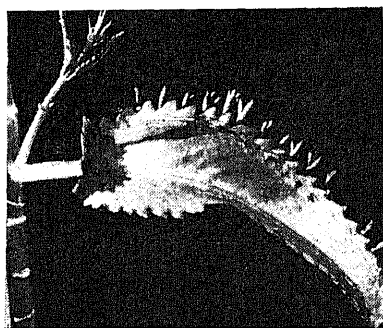


Рис. 110. Образование маргинальных почек по краю одной продольной половины листа *V. daigremontianum*, обработанной пастой с 6-БАП

Другая необработанная половина листа отставала в росте

Рис. 111. Одновременное цветение верхнего побега, бутонизация пазушных побегов и образование маргинальных почек на листьях *V. daigremontianum* в результате опрыскивания растений раствором ГК и обработки листьев лапчатой пастой с 6-БАП в условиях короткого дня

заметно снизить общий уровень их содержания. При перестановке растений с длинного дня на короткий, как показывают данные Зееферта [Zeevaart, 1969с], происходит сильный подъем в содержании эндогенных гиббереллинов, который имеет временный индуктивный характер и при антагонистичном действии введенных в это время ингибиторов делается неэффективным, в результате чего не осуществляется второй этап фотопериодической реакции растений, и они остаются в вегетативном состоянии.

ВЛИЯНИЕ ЦИТОКИНИНОВ И ДРУГИХ ФИТОГОРМОНОВ НА ОБРАЗОВАНИЕ МАРГИНАЛЬНЫХ ЛИСТОВЫХ ПОЧЕК У BRYOPHYLLUM

Листовые маргинальные почки, возникающие у представителей рода *Bryophyllum* в выемках по краям листьев, происходят из субэпидермальных меристематических клеток, которые закладываются на ранней стадии дифференциации листа [Naylor, 1932; Stoudt, 1938]. У большинства видов — *B. calycinum*, *B. fedtschenkoii*, *B. verticillatum* и др. — прерывание покоя листовых меристем и образование листовых маргинальных почек происходит только при отделении листьев от материнского растения как на свету, так и в темноте [Resende, 1959; Warden, 1969, 1970]. У других видов — *B. daigremontianum*, *B. tubiflorum* — наблюдается такое же явление [Kröner, 1955], но вместе с тем у целых неповрежденных растений формирование листовых маргинальных почек происходит на листьях в условиях длинного дня, а на коротком дне они не образуются вовсе [Götz, 1953]. В исследованиях других авторов [Catarino, 1965; Heide, 1965], а позднее и в наших опытах [Чайлахян и др., 1969] было показано, что с помощью обработки растений цитокининами можно получить образование почек у этих видов и на коротком дне.

Проведенные опыты [Чайлахян и др., 1969; Catarino, 1965; Heide, 1965] показали, что из всех испытанных фитогормонов специфической способностью индуцировать образование листовых маргинальных почек у *Bryophyllum* обладают только цитокинины: 6-БАП и кинетин. Результаты наших опытов подтверждают эту способность цитокининов и вместе с тем показывают, что другие фитогормоны и синтетические аналоги оказывают стимулирующее действие на рост почек. К таким относятся гиббереллин, β -индолилуксусная и α -нафтилуксусная кислоты. Побегов, развившихся из почек, образовавшихся по краям оснований листьев, отличались большей устойчивостью и достигали значительных размеров. В варианте с опрыскиванием ГК все эти побеги на листьях цвели [Чайлахян, Фролова, 1974].

Был проведен также опыт, в котором взрослые растения *B. daigremontianum*, выращенные на коротком дне, опрыскивали 0,01%-ным раствором ГК, а по достижении цветочно-спелого состояния растения декапитировали и оставляли на них по 2 листа, причем вновь образующиеся побеги не удаляли. Край одной

продольной половинки листовой пластинки смазывали пастой с цитокинином 6-БАП. Оказалось, что при этом образование почек происходило локально только на обработанных краях листьев (рис. 110).

Аналогичные результаты были получены в работах Достала [Dostal, 1970]. Таким образом, передвижение цитокинина по листу не происходило, не наблюдалось его передачи по стеблю как в поперечном направлении, так и в продольном. Вместе с тем выявилось аттрагирующее действие цитокинина, впервые установленное Мотесом с соавт. [Mothes, Engelbrecht, 1959; Mothes et al., 1959]. В нашем опыте формирование почек на обработанной цитокинином поверхности листа шло, по-видимому, за счет веществ, перетекающих из необработанной половины, рост которой задерживался.

На отдельных опытных растениях было отмечено одновременное образование листовых маргинальных почек и цветочных побегов. Как известно, в естественных условиях образование листовых маргинальных почек происходит только на длинном дне, а цветочные побеги возникают при перестановке растения с длинного дня на короткий [Чайлахян и др., 1968]. Одновременное образование листовых маргинальных почек и цветочных побегов никогда не наблюдается. Нам удалось индуцировать оба эти процесса одновременно в условиях короткого дня (рис. 111).

Подобная регуляция формообразования у *Bryophyllum* оказалась возможной благодаря воздействию препаратов фитогормонов, среди которых гиббереллины являются индукторами образования цветков, а цитокинины — индукторами образования эпифитных почек.

ВЛИЯНИЕ МЕТАБОЛИТОВ ЛИСТЬЕВ НА ДЛИННОМ И КОРОТКОМ ДНЕ НА ЦВЕТЕНИЕ ПОБЕГОВ *BRYOPHYLLUM*

Мнение о наличии 2 групп веществ, необходимых для цветения *Bryophyllum*, было высказано рядом авторов, хотя под этими веществами понимались разные соединения: ауксин — антиауксин [Resende, 1954], вещество длинного дня (гиббереллин) — вещество короткого дня [Penner, 1960], гиббереллин — флориген [Zeevaart, Lang, 1963].

Однако нерешенным оставался вопрос, являются ли эти группы самостоятельными или же вещества, образующиеся на длинном дне, являются предшественниками веществ, синтезирующихся на коротком дне. Наиболее удобным методом для решения этого вопроса являются опыты с прививками. В опытах Зеефарта и Ланга [Zeevaart, Lang, 1963; Lang, 1965] было показано, что привои *B. daigremontianum* цветут на длинном и коротком дне только в том случае, если подвой индуцированы к цветению перестановкой с длинного дня на короткий или же обработкой

гиббереллином на коротком дне. На основании этих опытов авторы пришли к выводу, что гиббереллин, образующийся на длинном дне, может рассматриваться как предшественник флоригена, образующегося на коротком дне.

В свете гипотезы флоригена как бикомпонентного комплекса гормонов индукция цветения у длинно-короткодневных растений означает, что сначала на длинном дне идет образование гиббереллинов, а затем на коротком дне образование антезинов. В отношении гиббереллинов прямыми опытами показано, что обработка растений слабыми растворами гиббереллина может заменить экспозицию растений на длинном дне, т. е. вызывать зацветание растений, постоянно находящихся на коротком дне. Если это так, то можно было ожидать, что при прививке, в которой подвой с листьями находится на длинном дне, а привой с листьями на коротком дне, срединные побеги, находящиеся между ними, должны цвести за счет гиббереллинов, поступающих из листьев подвоя, и антезинов, поступающих из листьев привоя. Для решения этого вопроса подобные прививки были произведены нами в течение 3 сезонов с длинно-короткодневным видом *B. daigremontianum* [Чайлахян, Янина, 1974]. Во всех опытах растения выращивали на длинном и коротком дне до взрослого состояния (до формирования 10 пар листьев). Прививки делали с таким расчетом, чтобы один из компонентов прививки все время, до и после прививки, находился на длинном дне (подвой), а другой (привой) — на коротком дне. Таким образом, ни привой, ни подвой не были индуцированы к цветению. Прививки производили клином в расщеп. Привоями служили верхушки растений, на которых впоследствии развивались листья, или черенки с парой листьев.

Подвой декапитировали, в разных опытах они имели разное число листьев. На подвоях ниже места прививки оставляли 2 побега, которые находились на длинном или коротком дне. Схема всех вариантов прививок изображена на рис. 112. Независимо от того, сколько листьев оставлялось на привое и подвое, на длинном или коротком дне находились срединные побеги, было получено цветение срединных побегов.

На рис. 113 показано цветение побегов *Bryophyllum* в результате прививки двух листьев на подвой, имеющий также два листа. Листья привоя находились на постоянном коротком дне, листья подвоя — на постоянном длинном. Срединные побеги находились на длинном дне. Результаты этих опытов [Чайлахян, Янина, 1973] позволяют считать, что для цветения необходимы как вещества, вырабатываемые в листьях на длинном дне, так и вещества из листьев на коротком дне. Представленные данные опытов с прививками показывают, что это последовательное во времени образование двух групп различных необходимых для цветения веществ может быть с тем же эффектом заменено на одновременное их образование в пространственно разобщенных частях растения.

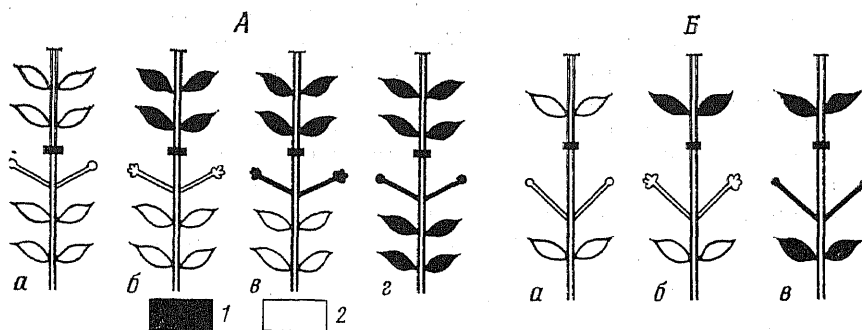


Рис. 112. Схема прививок верхушек (А) и листьев (Б) брнофиллума

А: а — подвой, побеги и привой на длинном дне, б — подвой и побеги на длинном дне, привой на коротком дне, в — подвой на длинном дне, побеги и привой на коротком дне, г — подвой, побеги и привой на коротком дне.

Б: а — листья привоя и подвоя и побеги на длинном дне, б — листья привоя на коротком дне, листья подвоя и побеги на длинном дне, в — листья привоя, подвоя и побеги на коротком дне; 1 — на коротком дне, 2 — на длинном дне

РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ ДЛИННО-КОРОТКОДНЕВНЫХ ВИДОВ С ПОМОЩЬЮ ГИББЕРЕЛЛИНА И НЕПРЕРЫВНОЙ ТЕМНОТЫ

Результаты экспериментальных исследований и наблюдений привели нас к предположению, что необходимость определенной последовательности длины дня для цветения видов с двухступенчатой фотопериодической реакцией, вероятно, связана с различной устойчивостью гиббереллинов и антезинов к длине дня, эволюционно возникшей с появлением длинно-короткодневных и коротко-длиннодневных видов. Схематически предположительная картина образования и устойчивости гиббереллинов и антезинов у длинно-короткодневных видов представлена на рис. 114.

Для проверки этого предположения нами в течение 1975 г. были проведены опыты с двумя длинно-короткодневными видами: *V. daigremontianum* и *V. tubiflorum* [Чайлахян, Янина, 1977]. В задачу входило создание таких условий, при которых в растениях было бы одновременно и в течение определенного времени высокое содержание гиббереллинов и сохранялся высокий уровень содержания антезинов, т. е. возникло бы такое соотношение, которое необходимо для зацветания растений. Для достижения первого условия брали растения с короткого дня до переставки на длинный день и с интервалами в 3 ч 2 раза обильно опрыскивали их 0,01%-ным раствором гиббереллина; для достижения второго условия обработанные таким образом растения сразу же ставили на непрерывную темноту и только после определенного периода переставляли на длинный или короткий день. Контрольные растения подвергали такой же смене условий све-

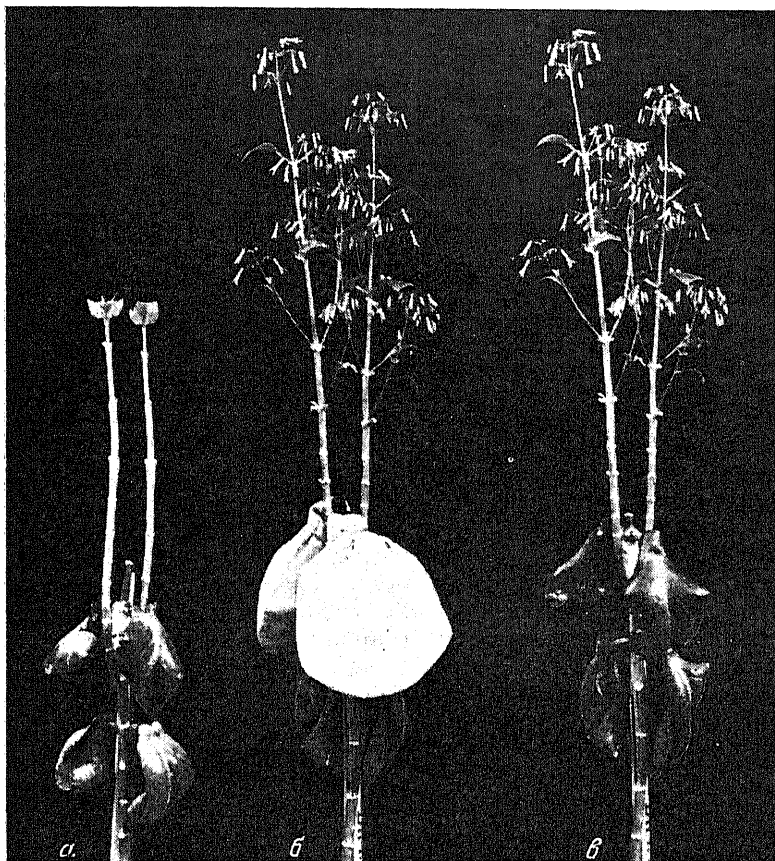


Рис. 113. Цветение побегов *B. daigremontianum* в результате прививки листьев (фото 30.XI 1970 г.)

а — вегетативный рост побегов на контрольном растении, где все листья находятся на длинном дне; *б* — цветение побегов на длинном дне на растении, где верхние привитые листья находятся на постоянном коротком дне, а нижние листья подвой на постоянном длинном дне, с футлярами; *в* — то же без футляров

тового режима: короткий день — темнота — длинный день или короткий, но без обработки гиббереллином.

Растения обоих видов *Bryophyllum* выращивали на коротком 9-часовом дне до тех пор, пока на них не образовалось по 10 пар хорошо развитых листьев. Опыт был начат с растениями 10-месячного возраста и закончен через 3 мес. Схема опыта состояла из 10 вариантов: 1) К (короткий день), 2) К-Д (короткий, затем длинный день), 3) К-ГК-Д (короткий день — обработка гиббереллином — длинный день), 4) К-ГК-ЗТ-Д (короткий день — обработка гиббереллином — 3 дня непрерывной темноты — длинный день); 5) К-ГК-6Т-Д, 6) К-ГК-9Т-Д, 7) К-ГК-12Т-Д, 8) К-ГК-15Т-Д, 9) К-ГК-18Т-Д, 10) К-18Т-Д.

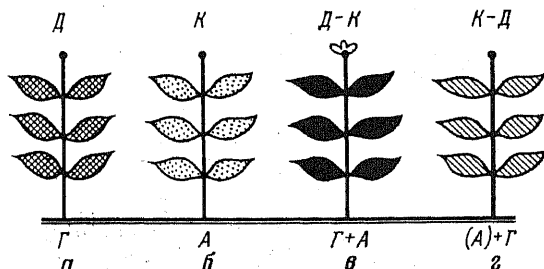


Рис. 114. Образование и устойчивость к длине дня гиббереллинов и антезинов у длинно-короткодневных видов

а — на длинном дне (Д) идет образование гиббереллинов (Г), б — на коротком дне (К) —

образование антезинов (А); в — перестановка с длинного дня на короткий (Д—К): содержание гиббереллинов высокое, идет образование антезинов (Г+А) — растения зацветают; г — перестановка с короткого на длинный день (К—Д): содержание антезинов падает, идет образование гиббереллинов (А+Г) — растения остаются в вегетативном состоянии

Ни в одном из первых 6 вариантов бутонизации и цветения не было, т. е. одна только обработка гиббереллином (вариант 3) или обработка с последующим пребыванием в темноте в течение 3, 6 и 9 дней (варианты 4—6) не привели к переходу растений в фазу цветения. Только пребывание в темноте после обработки гиббереллином в течение 12, 15, 18 дней (варианты 7—9) вызвало бутонизацию и цветение. Одно лишь пребывание в темноте до перестановки на длинный день (вариант 10) бутонизации и цветения растений не вызывало.

Состояние растений обоих видов к концу опыта представлено на рис. 115. Видно, что перестановка растений обоих видов с короткого на длинный день ни в случае экспозиции их только в темноте, ни в случае только обработки их гиббереллином не вызывает бутонизации и цветения. Эффект получается лишь при обработке гиббереллином с экспозицией в темноте не менее 12—18 дней до перестановки на длинный день.

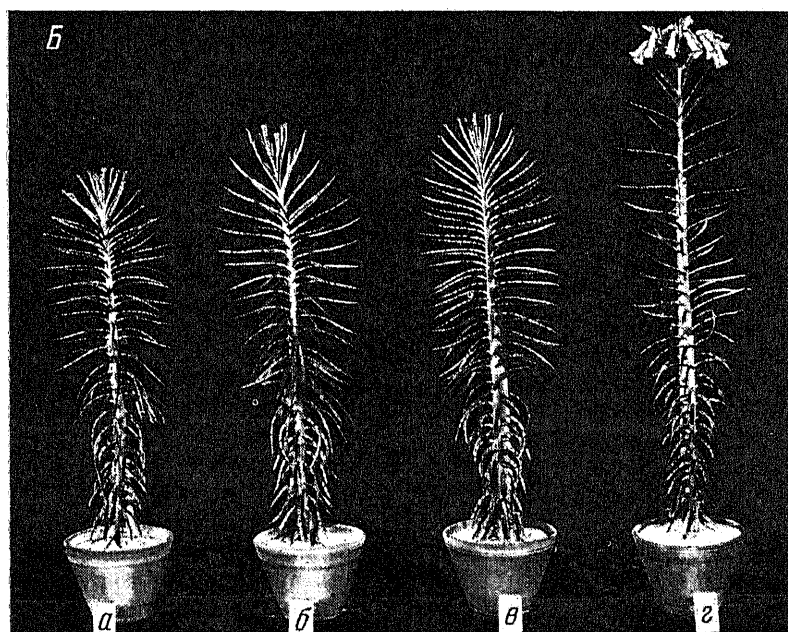
Результаты опыта показывают, что при наличии в растениях высокого содержания экзогенно введенных гиббереллинов и сохранения высокого уровня эндогенных антезинов благодаря экспозиции в непрерывной темноте достаточно 12 дней, чтобы в тканях растений произошли такие изменения в метаболизме, которые приводят к цветочно-спелому состоянию.

Подытоживая полученные результаты, можно сделать вывод о том, что репающее значение для зацветания растений длинно-

Рис. 115. Влияние обработки гиббереллином и непрерывной темнотой на цветение растений длинно-короткодневных видов бриофиллума (фото 7.IX 1975 г.)

А — *B. daigremontianum*, Б — *B. tubiflorum*.

а — растения, переставленные с короткого дня на длинный; б — после короткого дня, получившие 18 дней темноты и потом переставленные на длинный день; в — после короткого дня, получившие обработку гиббереллином и потом переставленные на длинный день; г — после короткого дня, получившие обработку гиббереллином и 18 дней темноты и потом переставленные на длинный день



короткодневных видов *Bryophyllum* имеет сочетание достаточно высокого уровня гиббереллинов и антезинов и такое сочетание выступает при обычной перестановке растений с длинного дня на короткий или при обработке растений гиббереллином в условиях короткого дня. В настоящих опытах оно было достигнуто перестановкой растений с короткого дня в непрерывную темноту после обработки их гиббереллином, а затем на длинный день.

Из всего этого следует, что неспособность растений длинно-короткодневных видов к цветению при перестановке их с короткого дня на длинный связана, по-видимому, с неустойчивостью и быстрым разрушением антезинов в условиях длинного дня. Вероятно, неспособность растений коротко-длиннодневных видов к цветению при перестановке их с длинного дня на короткий связана с неустойчивостью и разрушением гиббереллинов в условиях короткого дня.

Таким образом, можно полагать, что устойчивость гормональных соединений к одной и той же длине дня, но в тканях, противоположных по характеру фотопериодической реакции растений, различна, и это связано с механизмом адаптации растений к различным условиям длины дня в ходе эволюции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наличие двухступенчатой фотопериодической реакции у специализированных видов с экологической точки зрения понятно. Это приспособление длинно-короткодневных видов к осеннему периоду года с постепенно снижающейся длиной дня и коротко-длиннодневных — к весеннему периоду с постепенно увеличивающейся длиной дня. С физиологической точки зрения обязательная и противоположная последовательность в образовании гиббереллинов на длинном и антезинов на коротком дне у этих видов пока еще остается невыясненной [Чайлахян и др., 1970].

Длинно-короткодневные виды рода *Bryophyllum* наиболее хорошо изучены и их цветение можно регулировать фотопериодическим и гормональным путями. Выяснено, что для зацветания этих видов требуется определенная продолжительность периода длинных дней и периода коротких дней, что длинный день может быть заменен обработкой гиббереллином и, таким образом, с помощью гиббереллина в условиях короткого дня можно вызвать цветение растений.

Интересно отметить, что растения *Bryophyllum* на коротком дне в любом возрасте способны к образованию цветочных органов при условии, что они обладают достаточно высоким содержанием гиббереллинов. С помощью воздействия гиббереллином в условиях короткого дня можно вызвать цветение не только очень молодых растений, но и молодых побегов, возникших из маргинальных листовых почек и выросших на укоренившихся листьях. Это находится в полном соответствии с предположением о том, что у длинно-короткодневных видов первая фаза цветения, про-

ходящая на длинном дне, связана с образованием и накоплением эндогенных гиббереллинов. У длинно-короткодневного вида *Eruophyllum*, как и у короткодневного вида — периллы красной и длиннодневного вида — капусты абиссинской, корни и продукты их метаболизма непосредственно не влияют на скорость цветения растений.

На основании опытов с прививками можно сделать вывод, что у *B. daigremontianum* метаболиты листьев на длинном дне и метаболиты листьев на коротком дне представляют собой самостоятельные группы физиологически активных веществ, не являющиеся предшественниками друг друга.

Коротко-длиннодневные растения в отличие от длинно-короткодневных изучены в меньшей мере, но некоторые сопоставления и аналогия позволяют подтвердить выводы, сделанные на основании опытов с длинно-короткодневными видами. Существование видов с двухступенчатой фотопериодической реакцией — длинно-короткодневных и коротко-длиннодневных — является примером, иллюстрирующим гипотезу бикомпонентной комплементарной системы гормонов цветения и двухфазной теории цветения растений, разработанных нами на короткодневных и длиннодневных видах, так как все данные, полученные на длинно-короткодневных (и коротко-длиннодневных), находят полное объяснение в свете гипотезы флоригена и двухфазной теории.

Более того, выяснилось, что адаптация видов в двухступенчатой фотопериодической реакции к последовательной смене длины дня связана с внутренним механизмом регуляции синтеза двух групп фитогормонов — гиббереллинов и антезинов. Ярким подтверждением этой связи явилась возможность получения цветения у длинно-короткодневных видов при их экспозиции, прямо противоположной обычной — сначала на коротком дне, затем на длинном, путем применения гиббереллина и темноты, благодаря чему в растениях оказывается достаточно много гиббереллинов и антезинов, необходимых для инициации цветения.

РЕГУЛЯЦИЯ СТЕБЛЕОБРАЗОВАНИЯ И ЦВЕТЕНИЯ ОЗИМЫХ ФОРМ

Цветение растений является морфогенетическим выражением тех глубоких физиологических и структурных изменений, которые протекают в меристематических тканях стеблевых почек растений. Тот или иной ход этих превращений зависит от функциональной деятельности основной «лаборатории» растений — зеленых листьев. В общем комплексе факторов среды, влияющих на деятельность зеленых листьев, большую роль играет суточная продолжительность солнечного освещения. Лишь при создании определенных условий длины светового дня растения начинают цвести, хотя диапазон приспособления различных растительных видов к этому важнейшему фактору среды чрезвычайно велик.

Вместе с тем многие растения, имея большую листовую поверхность в течение целого вегетационного периода и находясь в оптимальных условиях длины дня, не зацветают, а остаются в вегетативном состоянии и образуют до наступления холодов лишь вегетативные побеги и листья. Это озимые формы или расы различных растительных видов, которые при посеве весной совершенно не образуют плодоносных стеблей. Так же ведут себя и двухлетние растения, которые в год посева образуют большую розетку листьев, но стрелок или стеблей не дают.

Вместе с тем после перезимовки на поле озимых растений или после посадки корнеплодов двухлетников во второй год растения при наличии того же количества зеленых листьев начинают переходить к репродуктивному развитию, при этом озимые, равно как и двухлетние растения, быстро образуют цветки и семена на длинном дне и очень медленно развиваются на коротком дне.

Таким образом, если эти озимые и двухлетние формы в следующее лето способны к цветению в условиях длинных фотопериодов, то встает вопрос, почему же при весеннем посеве озимых растений в первый год, несмотря на большую листовую поверхность и оптимальные условия длины дня, они не зацветают. Каковы же внутренние особенности, которые отличают формы озимых от яровых?

ЯРОВЫЕ И ОЗИМЫЕ ФОРМЫ И ЯРОВИЗАЦИЯ РАСТЕНИЙ

Раньше в литературе преобладали тенденции к строгому разграничению озимых и яровых форм, но затем было показано, что деление на озимые и яровые растения имеет условный характер [Чайлахян, 1933б, 1934]. Яровые и озимые формы существуют лишь для определенных районов со свойственными им естественноисторическими условиями. В пределах типично озимых и типично яровых пшениц существует непрерывный ряд форм с различной степенью озимости. В последние годы такой постепенный переход от яровых к озимым формам объясняется характером генотипа растений [Pugsley, 1983].

Приспособительный характер озимости растений выявляется в том факте, что наиболее резко очерченные озимые типы растений встречаются в районах суровой зимы. В теплых низких широтах таких форм нет, более высокие широты обильны переходными формами, так называемыми двуручками, т. е. растениями, способными к озимому и яровому образу жизни. В высоких широтах уже преобладают более резко обособленные группы озимых и яровых растений.

Далеко не случайно поэтому совпадение большой степени озимости растений с длиннодневным типом по характеру фотопериодической реакции. В Северном полушарии типичное озимое растение является обитателем северных широт в силу приспособления к более длинным дням лета этих широт. Как правило, типичные озимые формы не бывают растениями короткого дня. Яровые формы реагируют на изменение продолжительности дневного освещения с момента появления первого зеленого листа. Озимые растения приобретают эту способность после того, как они проходят яровизацию, т. е. подвергаются воздействию пониженных температур. История физиологической природы яровых и озимых растений описана в ряде работ [Чайлахян, 1934; Whyte, 1948; Evans, 1969].

Причины глубокого различия в поведении яровых и озимых растений были установлены впервые Гасснером [Gassner, 1918] в его исследованиях на яровых и озимых формах различных растений. Ему удалось проращиванием семян озимых злаков при 1–2° вызвать колошение, цветение и плодоношение растений в первый год, т. е. вызвать у них яровой тип развития, чего не получалось при проращивании семян при 24°. На основании своих многочисленных опытов Гасснер пришел к выводу, что у озимых есть определенная потребность в холоде, и только после того, как они удовлетворяют эту потребность, они приобретают способность колоситься.

Отдельные наблюдения и даже практические шаги в области применения пониженных температур и холода на озимых растениях делались и до Гасснера [Seelhorst, 1898; Shreven, 1914; Salmon, 1917], однако лишь после его исследований основная

причина различного поведения озимых и яровых растений стала ясной.

Яровизация, или ускорение развития озимых форм однолетних и двухлетних растений при воздействии на них длительного интервала низких положительных температур [Разумов, 1961], далеко не исчерпывает разнообразие реакций роста и развития растений в ответ на воздействие температурного фактора. В отличие от яровизации, для завершения которой достаточно однократного длительного охлаждения, основную роль в термоперiodизме играют периодическая смена и правильное чередование повышенных и пониженных температур [Чайлахян, 1982].

В прямом значении яровизация обозначает индукцию или стимуляцию цветения при воздействии пониженных температур [Chouard, 1960]. Кратко говоря, яровизация — это собственно термоиндукция озимых форм и семян двухлетних, осуществляемая с помощью пониженной температуры. У растений, нуждающихся в яровизации, существуют виды с абсолютной потребностью (качественная реакция) и виды, для которых яровизация не обязательна (количественная реакция). Различия между этими двумя типами реакций, как отмечает Ланг [Lang, 1965], вероятно, заключается в степени чувствительности растений к холоду.

Открытие влияния длины дня на соотношение между вегетативным ростом и репродуктивным развитием растений дало возможность подойти к явлению яровизации в плане изучения фотопериодического воздействия на яровые и озимые растения.

Положительное влияние удлинения светового дня на развитие озимых и яровых злаков дало основание ожидать благоприятного эффекта от действия на яровизацию растений непрерывного освещения. Опыты показали, что непрерывный свет способствует переходу растений от озимого поведения к типичному яровому [Чайлахян, 1936б; Васильев, 1956; Федоров, 1960]. Было найдено также, что у *Festuca arundinacea* непрерывное освещение при 27° заменяет потребность в пониженной температуре [Blondon, 1972]. Вместе с тем опубликованы данные, что у двух сортов японской озимой пшеницы экспозиция на коротком дне полностью заменяет потребность в низкой температуре для цветения [Лимарь, 1975; Крекуле, 1987]. Также было показано, что возможно снятие необходимости яровизации в условиях синей и красной частей спектра [Бирюков, Бабенко, 1975; Сакварелидзе, 1982].

Однако до настоящего времени неизвестно, что задерживает генеративное развитие и зацветание озимых форм в отсутствие пониженных яровизирующих температур и какие метаболиты, возникающие под влиянием этих температур, придают им способность реагировать на изменение длины дня.

Таким образом, внутренняя природа процессов яровизации оставалась загадкой и явилась предметом многочисленных исследований.

ИЗМЕНЕНИЯ МЕТАБОЛИЗМА РАСТЕНИЙ В ХОДЕ ЯРОВИЗАЦИИ

Наиболее раннее высказывание по поводу существа индуцирующего влияния пониженных температур на озимые растения, или яровизации, принадлежит Гасснеру [Gassner, 1918]. Он считал, что в этом влиянии действуют те же факторы, какие были установлены Клебсом вообще для цветообразования растений. При прорастании в условиях низкой температуры относительное содержание сахаров у злаков значительно выше, чем в условиях высоких температур. Содержание сахаров в растениях свеклы на холоду также повышается. То же наблюдается при закаливании озимых растений, т. е. выдерживании их на холоду; согласно исследованиям Лидфорса [Lidforss, 1907] и Н. А. Максимова [1913], сахара являются средством защиты растительных клеток от холода. А так как морозостойкость и обуславливающая цветение озимых форм потребность в холоде связаны между собой, то Гасснер [Gassner, 1918] приходит к выводу, что, с одной стороны, морозостойкость находится в причинной связи с содержанием сахаров, а с другой — способность к цветообразованию также зависит от содержания сахаров.

Если учесть, что растения обычно проходят естественную яровизацию в фазе кущения, т. е. в таком состоянии, когда они способны отвечать на закалывание, можно признать твердо установленным, что пониженные температуры, необходимые для яровизации растений, влияют на повышение содержания в них сахаров. Данные некоторых исследователей также показывают, что углеводы необходимы для яровизации [Purvis, 1944]. В отсутствие углеводов яровизация проходит медленно, но в конце концов все же завершается, вероятно, за счет запасов зародыша.

В то же время было показано [Коповалов, 1938], что в результате яровизации количество растворимых азотных соединений увеличивается и в семенах, и в проростках, и в зеленых растениях пшеницы.

Изучению изменений в азотно-углеводном обмене в связи с яровизацией посвящены работы Платениуса [Platenius, 1932], Гард-Каррер и Диксон [Hurd-Karrer, Dickson, 1934]. Платениус проводил опыты с выращиванием сельдерея при различных температурных режимах. Цветonoсы развивались только у растений, получивших пониженные температуры, при этом количество углеводов (в особенности сахаров), определяемых в целиком взятых растениях, значительно увеличивалось.

Гард-Каррер и Диксон ставили опыты с озимой пшеницей Turkey и яровой пшеницей Hard Federation. Результаты опытов показали, что в молодых растениях озимой пшеницы Turkey содержалось сахаров, особенно сахарозы, значительно больше при низкой температуре, при которой впоследствии растения колосились и плодоносили, чем при высокой температуре, где растения колошения не дали. Вместе с тем у яровой пшеницы Hard Fe-

deration, где колошение и плодоношение шло одинаково хорошо на обоих температурных фонах, различий в содержании углеводов не было. Относительное содержание азота в молодых растениях также было выше в условиях низких температур.

На то, что способность растения к дифференцировке цветочных зачатков или образованию цветков не находится в связи с величиной отношения сахаров и растворимых азотсодержащих соединений, указывают определения Парвис [Purvis, 1934]. По Парвис, цветение озимой ржи наступает при весьма различном содержании азотных соединений; вместе с тем у яровизированных растений на длинном дне перед цветением наблюдается заметное накопление редуцирующих сахаров, но дифференцировка цветочных зачатков проходит уже за 4 нед до этого накопления, почему цветение нельзя рассматривать как следствие накопления сахаров.

Подводя итог этим работам, можно считать доказанным, что под влиянием пониженных температур, как главного условия яровизированного комплекса, в растениях идет накопление растворимых углеводов, главным образом сахаров, и растворимых азотных соединений. Но эти изменения в азотно-углеводном обмене семян, проростков и растений при яровизации не являются теми качественными изменениями, которые впоследствии вызывают столь разительный перелом в развитии озимых растений. Следует подчеркнуть также, что для процесса яровизации озимых форм и сеянцев двухлетников необходимо присутствие кислорода воздуха, так как яровизация не осуществляется в анаэробных условиях [Gregory, Purvis, 1938].

Проведенные исследования привели к установлению фактов, которые сведены в общую схему яровизации озимых форм, все еще далеко не совершенную (рис. 116).

В связи с яровизацией изучалась также активность некоторых ферментов в растениях и пробах семян, яровизированных различное число дней. Первые шаги в этом отношении были сделаны П. И. Демковским [1932], который обнаружил, что в процессе яровизации семян озимой пшеницы Степнячка возрастает активность амилазы, каталазы и протеолитической группы ферментов. Повышение активности амилазы и протеазы в связи с яровизацией было установлено также А. А. Рихтером и др. [1933], тогда как активность окислительных ферментов возрастала до определенного наивысшего предела.

По данным П. В. Савостина и М. М. Окунцова [1934], активность амилазы и каталазы выше в зеленых листьях яровизированных яровых пшениц сравнительно с контрольными. Подобное соотношение по активности каталазы и пероксидазы было найдено И. А. Филиппенко [1936] у озимой пшеницы Кооператорка; активность каталазы и пероксидазы особенно возрастала в яровизированных растениях, достигших цветения. Повышение активности окислительных ферментов — пероксидазы и каталазы, энергии дыхания, а также увеличение содержания редуцирующих

сахаров при яровизации семян синего люпина наблюдала К. В. Сапожникова [1935]. Наконец, в работе Н. М. Сисакяна [1936] было показано, что в листьях яровизированных растений озимой пшеницы резко изменялась активность инвертазы.

Еще один подход к изучению физико-химических изменений, вызываемых яровизацией семян, был сделан в работах, в которых с помощью цитохимических методов проводилось изучение изоэлектрической точки белков клеток зародышей яровизирован-

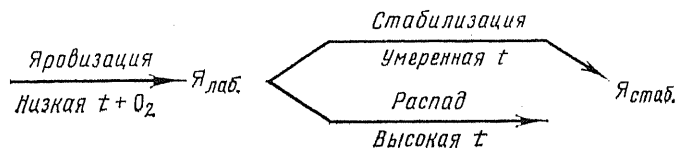


Рис. 146. Схема яровизации озимых форм

Ялаб — специфические лабильные продукты яровизации, возникающие при наличии сахаров; Ястаб — стабильные продукты яровизации, необходимые для развития озимых форм

ных и неяровизированных семян озимой пшеницы [Рихтер и др., 1933; Рихтер, 1934]. По данным авторов, наблюдался сдвиг изоэлектрической точки белков клеток зародышей в кислую сторону под влиянием яровизации.

Опыты по изучению влияния веществ, обладающих высокой физиологической активностью, на яровизацию озимых форм проводились нами [Чайлахян, 1942а] на озимой ржи Вятка и озимой пшенице Украинка. Результаты показали, что яровизация семян озимой ржи и озимой пшеницы в слабых растворах никотиновой кислоты и тиомочевины приводит к ускорению развития растений, которое проявляется в различной степени, по-видимому, в зависимости от метеорологических условий вегетационного сезона. Известно, что никотиновая кислота входит в состав дегидрогеназ [Кретович, 1952], а тиомочевина способствует работе протеолитических ферментов [Благовещенский, 1953], поэтому стимулирующее действие никотиновой кислоты и тиомочевины на яровизацию озимых форм, выявленное в наших опытах, следует объяснить, по-видимому, их ролью в ферментативных процессах. Задержка развития у неяровизированных растений может быть обусловлена и ингибцией цветения, как показано у цикория [Joseph et al., 1982]. Источником ингибирования здесь является корневая шейка [Margara, 1966, 1973]. Ингибция, обусловленная влиянием корневой шейки, может быть устранена не только действием холода, но и этиленом [Joseph et al., 1985].

В других работах показано, что в процессе яровизации изменяются многие биохимические процессы — обмен аминокислот, протеинов, растворимых углеводов, нуклеиновых кислот, токоферолов, хлорогеновой и изохлорогеновой кислот и др. [Кружилин, Шведская, 1966; Hess, 1959; Krekule, 1961; Michniewicz, Lang,

1962; Devay, 1965]. В ряде работ биохимические процессы, происходящие во время яровизации, изучались с помощью применения ингибиторов различных сторон метаболизма — дыхания и окислительного фосфорилирования, синтеза и обмена нуклеиновых кислот и белков [Krekule, 1961; Tan et al., 1981; Krekule, 1987]. Кроме того, найдены заметные изменения в некоторых фракциях РНК [Ishikawa, Tateyama, 1977], а также в уровне синтеза РНК у яровых и озимых форм растений [Paldi, Devay, 1977].

Интересными являются исследования, в которых отмечено резкое возрастание синтеза фосфолипидов, входящих в состав клеточных мембран, наблюдавшееся на 30—40-й день яровизации у озимой пшеницы [de Silva, 1978]. Имеются и другие работы, в которых обнаружены изменения жирных кислот в связи с яровизацией растений [Лебедева, Чельцова, 1985].

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ПРОЦЕССОВ ЯРОВИЗАЦИИ В СЕМЕНАХ И ЗЕЛЕНЫХ РАСТЕНИЯХ

Результаты всех описанных исследований дают значительный материал к физиологической характеристике состояния метаболизма в растительных тканях как в процессе яровизации, так и после ее окончания. Однако работы по изучению локализации процессов яровизации показали, что эти изменения не являются определяющими для процесса яровизации, и прежде чем решать вопрос о природе изменений, лежащих в основе яровизации, надо было выяснить вопрос, где они происходят.

Проводя яровизацию целых семян и зародышей, отделенных от эндосперма у озимых ржи и пшеницы, Грегори и Парвис [Gregory, Purvis, 1938b], И. М. Дрожжин [1937] и И. Н. Коновалов [1937] показали, что запасные питательные вещества, отложенные в эндосперме, и те изменения, которые происходят в обмене этих веществ при прорастании или яровизации семян, не играют определяющей роли в процессах яровизации. Качественные изменения, которые происходят при яровизации семян и приводят в дальнейшем к ускорению развития растений, сосредоточены в тканях зародыша. Прохождение этих процессов зависит от какого-то минимума питательных веществ, поступающих из эндосперма, которые могут быть легко заменены даваемыми извне сахарами.

Подобные же указания на локализацию процессов яровизации в зародышах дают также наблюдения и опыты И. А. Костюченко и Т. Я. Зарубайло [1935, 1937] с яровизацией семян озимой пшеницы на материнском растении в стадии молочной спелости, позднее воспроизведенные в условиях точного эксперимента Грегори и Парвис [Gregory, Purvis, 1938a].

И. А. Костюченко и Т. Я. Зарубайло провели опыты по яровизации, высевая ряд озимых пшениц на полярной опытной станции ВИР в Хибинах, а затем и в Пушкине. Эти опыты показали,

что поздней осенью в условиях пониженных температур происходила естественная яровизация семян на корню. На основании этих опытов авторы приходят к выводу, что развитие молодого растения начинается не с момента прорастания зрелого семени, а значительно раньше, когда семя еще только формируется.

Дальнейшие исследования [Агинян, 1950а,б; Корюкаев, Виноградов, 1950] показали, что чем моложе зародыши озимой пшеницы, тем меньшей степенью озимости они обладают. Растения озимых пшениц, выращенные из зародышей семян, имеющих всего лишь 6–9-дневный возраст, выколашивались без яровизации, тогда как растения из зрелых семян не колосились вовсе. Значительно позднее Хогендорн [Hoogendoorn, 1984] нашел, что яровизация зерен пшеницы на растущих растениях ускоряет цветение в большей мере, чем яровизация зрелых зерен.

Был поднят вопрос также о том, какие части или органы способны воспринимать яровизирующее влияние пониженных температур, когда яровизации подвергаются не семена, а взрослые озимые растения или однолетние растения двухлетников.

Первые экспериментальные доказательства того факта, что у взрослых зеленых растений такими органами являются стеблевые почки, были получены в исследованиях Кертиса и Чанга [Curtis, Chang, 1930], Хробочека [Chroboczek, 1934] и Мельхерса [Melchers, 1937]. В опытах первых трех авторов однолетние корнеплодные растения двухлетников — сельдерея и свеклы — стрелковались только в том случае, когда охлаждению подвергали ткани, окружающие верхние стеблевые почки, при охлаждении корнеплодной части стрелкования не происходило. В опытах Мельхерса были взяты однолетние растения двухлетника — белены (*Hyoscyamus niger*), развивающегося по типу свеклы, моркови и других; половина обезлиственных корнеплодных растений была подвергнута яровизации, а другая оставлена без яровизации. Верхушки яровизированных и неяровизированных растений вырезали из корнеплодов и клином в расщеп прививались на яровизированные и неяровизированные корнеплоды без верхушек. Стрелковались и цвели только те прививки, у которых яровизацию получали верхушки, независимо от того, были ли яровизированы корнеплоды, на которые прививались эти верхушки.

Таким образом, и в этих опытах было показано, что органами, воспринимающими яровизационное воздействие, являются не корнеплоды, а верхушки, имеющие стеблевые почки.

Согласно ряду работ [Чесноков, 1934; Эдельштейн, Сукорцев, 1935], семена свеклы, выдержанные в слегка наклонувшемся состоянии при пониженной температуре в течение 45–60 сут, дают растения с большим процентом стрелкования. Лучшие результаты получают, однако, в том случае, если яровизирующему воздействию пониженных температур подвергаются не семена, а проростки или молодые растения.

Для решения вопроса о том, не воспринимается ли яровизирующее действие пониженных температур кроме стеблевых почек

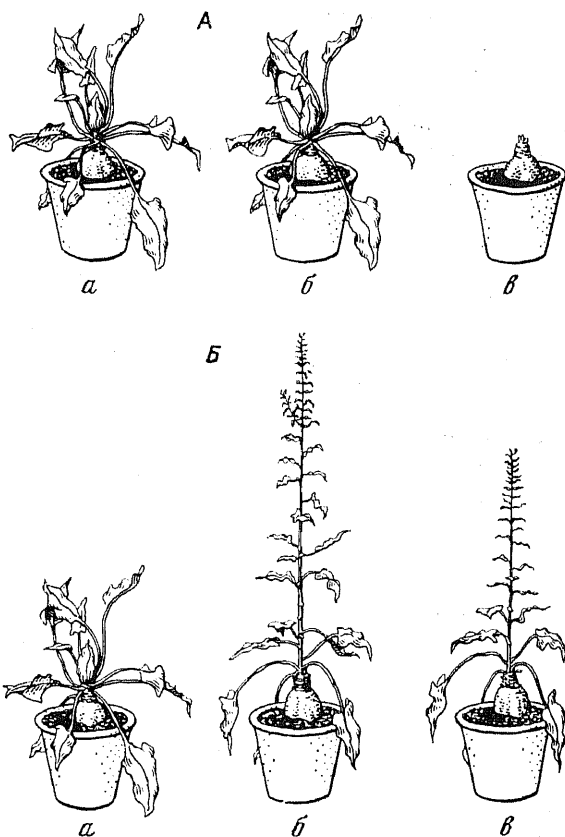


Рис. 117. Значение стеблевых почек в процессе яровизации зеленых растений

А — растения столовой свеклы в период воздействия на них пониженными температурами;

Б — растений через 2½ мес после окончания яровизации.

а — контрольные растения, все время находившиеся в тепле;

б — растения, подвергавшиеся яровизации без удаления листьев;

в — растения, подвергавшиеся яровизации после удаления листьев

также и листьями растений, нами [Чайлахян, 1942а] был проведен опыт с растениями столовой свеклы сорта Бордо весеннего посева с достаточно развитыми корнеплодами и розетками крупных листьев. Все растения были разбиты на 3 группы. Растения первой группы выдерживали в течение всего времени опытов в теплице с температурой 15–20° (контроль), растения второй группы в течение 60 дней выдерживали в условиях пониженных температур 1–3°, а затем заносили в теплицу; растения третьей группы содержали в тех же условиях, что и второй, но без листьев. В результате все растения, которые подвергались яровизации, стрелковались и цвели независимо от того, были ли они в период яровизации с листьями или без листьев, тогда как контрольные растения стрелок не образовали и оставались в фазе розетки. Схематическое изображение опыта представлено на рис. 117. Опыт показал, что листья растений в восприятии яровизирующего воздействия пониженных температур не участвуют. Этим, по-видимому, и объясняется, почему при зимнем хранении

корнеплодов листья на них удаляются и это не мешает прохождению в них процессов яровизации.

Совокупность проведенных опытов с несомненной ясностью указывает на то, что органами восприятия яровизационного воздействия пониженных температур являются стеблевые почки и в них как бы локализуется и сам процесс яровизации зеленых растений. Аналогичные результаты были получены также в других работах [Lang, 1965; Narada, 1962].

Внутренние изменения, обуславливающие яровизацию растений, происходят в меристематических клетках стеблевых почек и именно в стеблевых почках надо искать разгадку тех скрытых процессов яровизации, которые оставляют такой резкий отпечаток на всем последующем развитии растений.

ПОДХОДЫ К ВЫЯСНЕНИЮ ГОРМОНАЛЬНОЙ ПРИРОДЫ ПРОЦЕССОВ ЯРОВИЗАЦИИ

Одним из важнейших путей исследования яровизации растений явилось изучение роли фитогормонов в регуляции этого процесса.

Предположение о роли ауксинов при яровизации было высказано Н. Г. Холодным [1936б, 1937] на основании результатов его собственных опытов [Холодный, 1935а] с передвижением ростового гормона эндосперма к зародышам в зерновках овса. Автор пришел к выводу, что в процессе яровизации семян ростовой гормон из эндосперма переходит в зародыши, концентрация его в меристематических клетках зародыша сильно увеличивается и это обуславливает дальнейшее быстрое прохождение растением фаз развития.

В опытах Грегори и Парвис [Gregory, Purvis, 1938a,b] с последовательным действием на семена низкими температурами в обычной атмосфере воздуха и высокими температурами в атмосфере азота была показана обратимость яровизационного процесса. Выяснилось, что в процессе яровизации в зародыше накапливается какое-то вещество, являющееся предшественником цветообразующего гормона. Авторы предположили, что это вещество образуется не в эндосперме, а в самом зародыше, причем реакция его образования обратима и имеет окислительный характер.

В целях дальнейшего изучения физиологической природы процесса яровизации были проведены опыты с прививками яровизированных и неяровизированных озимых растений, а также яровых и озимых форм.

Подобные исследования были предприняты и Мельхерсом [Melchers, 1939], который работал с однолетней и двухлетней формами белены *Hyoscyamus niger*. Растения двухлетней формы в первый год давали розетку на утолщенном корне, и только после перезимовки на второй год на розетке развивались побеги с цветками и семенами. Автором были произведены прививки цве-

тущих однолетних растений белены и петунии на розетки двухлетней формы на первом году их жизни. В обоих случаях часть розеток образовала цветочные бутоны, часть осталась в вегетативном состоянии и часть отмерла. Значительно более успешные результаты были получены при прививках на белену табака (*Nicotiana tabacum*) сорта Мерилендский Мамонт, цветущего только на коротком дне. Прививки содержались на длинном и на коротком дне, и в том, и в другом случае розетки двухлетней белены на первом году жизни стрелковались и цвели, хотя сам привой цвел только в условиях короткого дня, а на длинном дне оставался в вегетативном состоянии. Это побудило Мельхера выдвинуть представление о том, что в результате яровизации возникают гипотетические вещества гормональной природы, которые имеются у всех яровых форм и которые были названы им верналинами.

Анализируя это представление, Ланг [Lang, 1965] также склонился к мысли о прямой связи между верналином и флоригеном, т. е. комплексом гормонов цветения, и предположили такую последовательность для яровизации: низкая температура — термoinдуцированное состояние — верналин — флориген. Исследование Саркара [Sarkar, 1958], проведенное на растениях озимой формы *Arabidopsis thaliana*, показало, что соответствия между действием яровизации и влиянием гиббереллина нет; он пришел к выводу, что верналин не идентичен гиббереллину. Подобное несоответствие в действии яровизации и влиянии гиббереллинов наблюдали многие авторы [Lang, 1956b; Chouard, 1957; Purvis, 1960].

В дальнейших опытах с прививками семян двухлетников — белены, сахарной свеклы, моркови — на цветущие растения семенников или однолетних, проведенных А. К. Ефеевским [1948] и другими авторами [Кружилин, Шведская, 1966], а также в наших последующих опытах [Чайлахия, 1955г] с прививками озимых форм рапса на яровые было показано, что все привои цветут за счет веществ, поступающих из листьев семенников или яровых подвоев, при условии, что на подвоях удаляются собственные побеги, на привоях систематически удаляются собственные листья и привитые растения содержатся в условиях длинного дня (рис. 118). Если на привоях двухлетников или озимых сохраняются собственные листья, то они не стрелкуются и остаются в фазе розетки даже в условиях длинного дня.

Эти опыты дали возможность представить взаимодействие стеблевых почек и листьев в процессе яровизации зеленых растений следующим образом. Воздействие пониженных температур воспринимается стеблевой почкой, в которой проходят яровизационные изменения; затем эти изменения распространяются в стебель и листья побега, развивающегося из почки; в листьях после окончания яровизационных изменений начинаются фотопериодические процессы, вызванные влиянием благоприятной длины дня, и образовавшиеся продукты, необходимые для цветения, передвигаются в стеблевую почку (рис. 119).



Рис. 118. Цветение растений озимого рапса, привитых на растения ярового рапса в условиях длинного дня (фото 11.VIII 1954 г.)

А — контрольные растения ярового (а) и озимого рапса (б); Б — прививки розеток озимого рапса на цветущие растения ярового рапса после удаления верхушек. На подвоях удалялись все собственные пазушные побеги и на привоях удалялись все собственные листья, кроме самых мелких

ГИББЕРЕЛЛИНЫ И ИХ РОЛЬ В СТЕБЛЕОБРАЗОВАНИИ И ЦВЕТЕНИИ ОЗИМЫХ ФОРМ

Открытие гиббереллинов вызвало новый интерес к исследованию физиологической природы процесса яровизации. Испытание действия препаратов гиббереллинов показало, что они вызывают образование стеблей и формирование цветков у неяровизированных семян первого года жизни двухлетников — белены, моркови, петрушки, репы, капусты и золотой розги (*Solidago virga aurea*), а также у семян озимых форм — резушки (*Arabis thaliana*), рапса и салата [Чайлахян, 1958д; Lang, 1956с, 1957; Bucovac, Wittwer, 1957; Harrington et al., 1957; Carr et al., 1957] (рис. 120). В отличие от них у озимых злаковых растений — ржи, пшеницы и ячменя — воздействие гиббереллинов приводило лишь к образованию и росту стеблей и небольшой стимуляции развития зачаточных колосьев, но не вызывало колошения и цве-

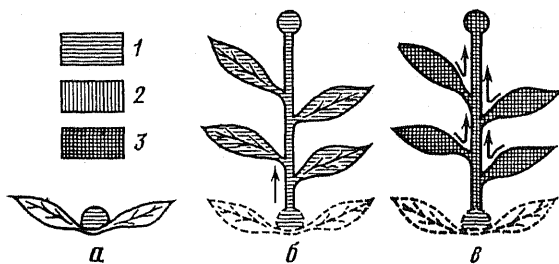


Рис. 119. Взаимодействие стеблевых почек и листьев в процессе яровизации и фотопериодизма зеленых растений

а — воздействие пониженных температур воспринимается стеблевой почкой, в которой проходят яровизационные изменения; б — яровизационные изменения из стеблевой почки распространяются в стебель и листья побега, развивающегося из почки; в — в листьях после окончания яровизационных изменений начинаются фотопериодические изменения, вызванные влиянием благоприятной длины дня; образовавшиеся продукты, необходимые для цветения, передвигаются в стеблевую почку; 1 — изменения, возникающие в результате яровизации; 2 — изменения, возникающие в результате фотопериодизма; 3 — наличие продуктов обмена, необходимых для цветения на длинном дне

тель и листья побега, развивающегося из почки; в — в листьях после окончания яровизационных изменений начинаются фотопериодические изменения, вызванные влиянием благоприятной длины дня; образовавшиеся продукты, необходимые для цветения, передвигаются в стеблевую почку; 1 — изменения, возникающие в результате яровизации; 2 — изменения, возникающие в результате фотопериодизма; 3 — наличие продуктов обмена, необходимых для цветения на длинном дне

тения растений [Lang, 1956c; Lona, 1957; Разумов, 1960; Purvis, 1960].

Столь сильный эффект при воздействии препаратами гиббереллина на неярвизированные растения побудил нас к изучению динамики изменений природных гиббереллинов в листьях растений яровых, озимых и озимых ярвизированных форм пшеницы, ржи и рапса. Определения, проведенные с помощью биотестов, показали, что при выращивании пшеницы, ржи и рапса в условиях длинного дня в листьях яровых форм гиббереллиноподобных веществ, или природных гиббереллинов, образуется значительно больше, чем в листьях озимых; вместе с тем биологическая активность гиббереллинов в листьях озимых ярвизированных форм достигает уровня их активности у яровых [Чайлахян, Ложникова, 1962; Чайлахян и др., 1963].

На основании этих данных можно было бы сделать выводы, что одним из главных различий между яровыми и озимыми формами является уровень содержания природных гиббереллинов — больший у яровых и меньший у озимых форм; что одно из главных изменений метаболизма в процессе яровизации растений состоит в увеличении содержания природных гиббереллинов, достигающем у озимых ярвизированных форм примерно такой же величины, как у яровых.

Последующий анализ экспериментальных данных показал, что в действительности это не так. Дело в том, что определения природных гиббереллинов в листьях яровых, озимых и озимых ярвизированных форм пшеницы, ржи и рапса проводились на растениях, находящихся не только на длинном, но и на коротком дне. Оказалось, что при выращивании растений на коротком дне никакой разницы в содержании гиббереллинов между всеми этими формами нет или почти нет (рис. 121).

В опытах с озимой рожью Вятка, проведенных нами совместно с Л. П. Хлопенковой [Chailakhyan, 1967], этот вывод полу-

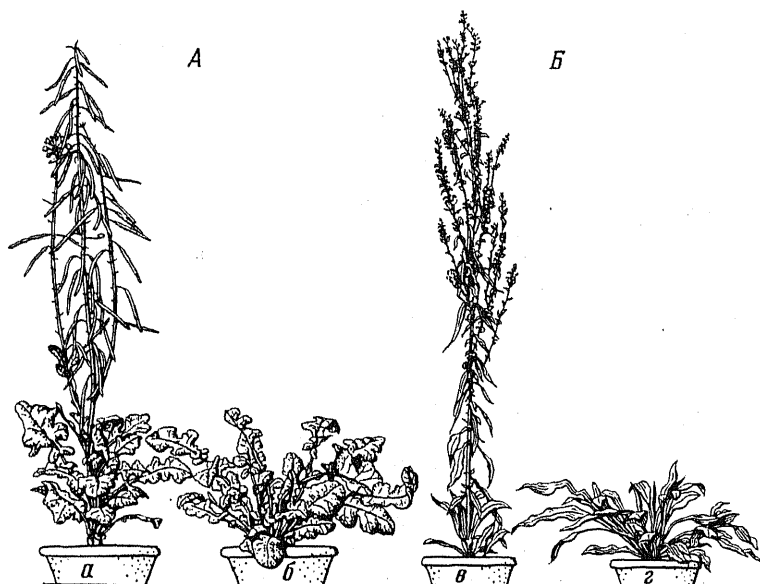


Рис. 120. Влияние гиббереллинов на цветение сеянцев озимых форм и двухлетников

А — озимый рапс на длинном дне: а — растение обрабатывалось гиббереллином, б — контроль; Б — двухлетник Золотая розга в первый год жизни: в — растение обрабатывалось гиббереллином, г — контроль

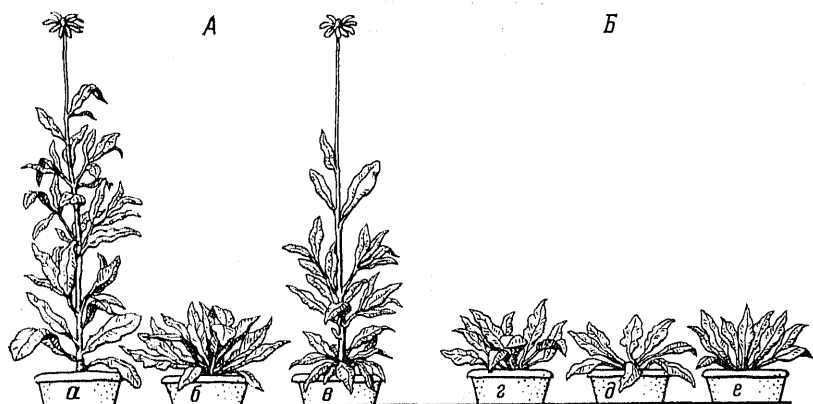


Рис. 121. Влияние экстрактов из листьев яровой, озимой и озимой яровизированной пшеницы на рост и цветение рудбекии

А — рудбекия, обработанная экстрактами из листьев яровой (а), озимой (б) и озимой яровизированной (в) пшеницы, находившихся на длинном дне. Б — рудбекия, обработанная экстрактами из листьев растений яровой (г), озимой (д) и озимой яровизированной (е) пшеницы, находившихся на коротком дне

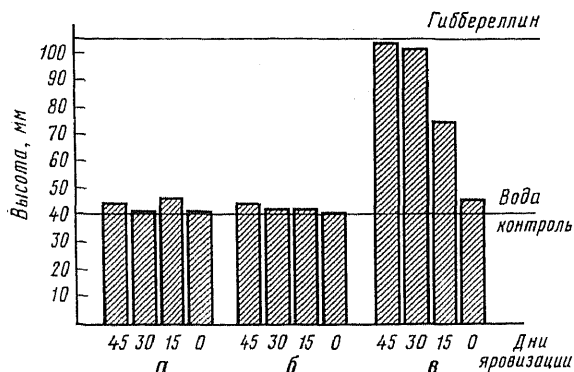


Рис. 122. Влияние яровизации на содержание природных гиббереллинов в проростках (а) и листьях растений озимой ржи Вятка на коротком (б) и длинном (в) дне. Гистограммы показывают длину проростков гороха сорта Пионер под влиянием элюатов ($R_f = 0,6-0,8$)

чил полное подтверждение. Проращенные семена яровизировали в течение 45, 30 и 15 дней и затем по окончании яровизации определяли содержание гиббереллинов как в проростках, выращенных в темноте, так и в листьях зеленых растений, выращенных на свету. В проростках и зеленых растениях на коротком дне содержание гиббереллинов во всех трех вариантах не отличалось от контрольных растений; в то же время в зеленых растениях, выращенных на длинном дне, содержание гиббереллинов резко увеличилось во всех вариантах в соответствии со сроками яровизации (рис. 122).

Из этого следует, что в процессе яровизации растений образования и накопления гиббереллинов не происходит, а идет какой-то подготовительный процесс, заканчивающийся образованием метаболитов, которые, распространяясь по растению, делают его способным к образованию гиббереллинов в условиях длинного дня. В соответствии с этим метаболиты, возникающие в процессе

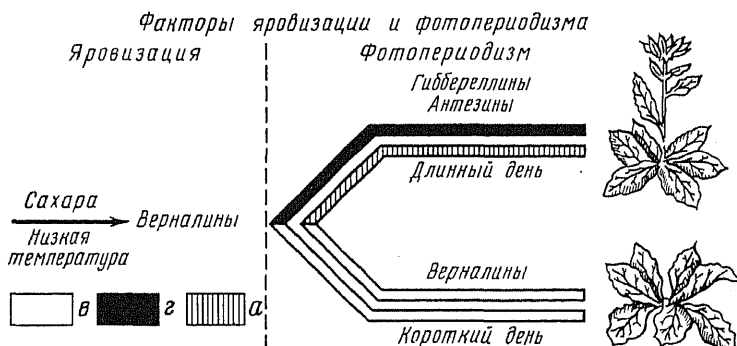


Рис. 123. Образование верналинов, гиббереллинов и антезинов в процессах яровизации и фотопериодизма у озимых и двухлетних форм

В процессе яровизации при низкой положительной температуре образуются верналины (метаболиты яровизации) (в); в условиях длинного дня верналины превращаются в гиббереллины (г); в условиях короткого дня такого превращения не происходит; антезины (а) возникают только на длинном дне

яровизации, можно рассматривать как предшественники гиббереллинов. И, вероятно, предшественниками гиббереллинов являются вернарины Мельхерса.

Образование веществ типа антезинов у яровизированных растений происходит, вероятно, так же, как и у яровых растений длиннодневных видов. Однако это предположение основано на наблюдениях за поведением озимых двудольных растений. В отношении озимых злаков такой вывод сделать нельзя, так как злаки в результате яровизации в условиях длинного дня переходят к колошению и цветению, а при воздействии препаратами гиббереллина образуют цветочные стебли, но не колосятся и не цветут. Если считать поведение злаковых растений как исключение, связанное с видовыми особенностями этих растений, то соотношение гормональных факторов яровизации и фотопериодизма у озимых форм и двухлетников можно представить в виде схемы, изображенной на рис. 123.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С общепаработической точки зрения более сложная природа оптогенеза озимых растений сравнительно с яровыми понятна — в приспособлении к условиям внешней среды эволюция озимых основывалась на адаптации не только к длине дня, как у яровых, но и к изменениям температуры.

Исследование внутренних физиологических процессов, протекающих в озимых растениях под влиянием пониженных температур, привело к представлениям о том, что в течение яровизации происходит ряд изменений метаболизма растений — накопление углеводов и растворимых азотных соединений, увеличение активности некоторых ферментативных систем, обмена нуклеиновых кислот и липидов. Если иметь в виду, что в большинстве случаев все биохимические анализы были произведены в семенах, где большую часть исходного аналитического материала составляет эндосперм, или в зеленых листьях и побегах растений, тогда как процессы яровизации проходят у семян в зародышах, а у зеленых растений в стеблевых почках, то станет ясным, что природу процессов яровизации нельзя объяснить на базе полученных к настоящему времени данных по изменениям метаболизма. Вместе с тем, не являясь процессами, движущими яровизацию, эти установленные изменения в химизме растений в значительной мере характеризуют то общее состояние, тот общий фон, на котором разыгрываются какие-то другие, более существенные процессы.

Индукция цветения у сеянцев двухлетников на первом году жизни и озимых растений в результате их прививки на цветущие растения, прошедшие яровизацию, и яровые растения показала, что главную роль здесь играют гормональные вещества, легко передвигающиеся через место прививки, и формирование цветков у сеянцев двухлетников первого года жизни и озимых форм

полностью подтвердило активное участие гормональных соединений в процессе яровизации.

В дальнейшем в опытах по сравнительному изучению содержания гиббереллинов у яровых, озимых, а также яровизированных растений выяснилось, что при выращивании растений в условиях длинного дня одним из главных различий между яровыми и озимыми формами является разница в содержании природных гиббереллинов. Одновременно выяснилось, что у прошедших яровизацию растений содержание природных гиббереллинов в листьях повышается на длинном дне и их уровень достигает примерно уровня содержания гиббереллинов у яровых форм; вместе с тем такого повышения на коротком дне не происходит.

Общая картина гормональной регуляции озимых форм и двухлетников может быть представлена таким образом. В условиях яровизирующих пониженных температур и при наличии сахаров в зародышах семян и стеблевых почках растений возникают предшественники гиббереллинов — верналины, которые в листьях зеленых растений на длинном дне превращаются в гиббереллины; в сочетании с антезинами, имеющимися на длинном дне, они приводят к тому что яровизированные растения образуют стебли и цветут. На коротком дне верналины в листьях не превращаются в гиббереллины и растения остаются в фазе кущения и не цветут.

Поскольку при биосинтезе гиббереллинов ближайшим предшественником гиббереллина является каурен, можно предполагать, что верналины являются кауреноподобными веществами.

РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ НЕЙТРАЛЬНЫХ ВИДОВ

В отличие от фотопериодически чувствительных видов нейтральные растения не нуждаются для своего зацветания в определенной длине дня. У них на первый план выступает возрастной контроль цветения, и нейтральные виды зацветают после прохождения определенных возрастных изменений и достижения состояния цветочной спелости. Зацветание растений нейтральных видов зависит от возраста и подчинено явлению физиологического градиента, согласно которому у большинства видов (табак, махорка, подсолнечник и др.) раньше всего зацветают по оси главного стебля побеги верхних ярусов, затем средних и, наконец, нижних ярусов. Это явление широко изучено [Крепке, 1940б; Молотковский, 1961] в опытах, в которых показано, что черенки, взятые с верхних ярусов стеблей растений, образуют преимущественно цветочные побеги, со средних ярусов — смешанные и с нижних ярусов — вегетативные побеги [Dostal, 1967]. У некоторых видов физиологический градиент цветения проявляется в обратном порядке по скорости зацветания побегов разных ярусов (например, у хлопчатника). В настоящей главе представлены результаты изучения физиологического градиента цветения — выяснение роли отдельных органов в его проявлении, методы его регуляции, а также его физиолого-биохимическая основа.

РОЛЬ ЛИСТЬЕВ

В ЦВЕТЕНИИ НЕЙТРАЛЬНЫХ ВИДОВ

Поскольку явление физиологического градиента связано с ярусностью по оси главного стебля растений, а каждый ярус представляет собой узел с листовым и пазушным побегом, встал вопрос, какую роль в проявлении физиологического градиента зацветания побегов играют листья. Для решения этого вопроса нами совместно с Х. К. Хажаканом были проведены опыты в течение вегетационного периода 1973 г. [Чайлахян, Хажакан, 1974а].

В качестве опытных объектов были взяты растения двух фотопериодически нейтральных видов — махорки (*Nicotiana glauca*) и табака Трапезонд (*Nicotiana tabacum*). Всего было проведено две серии опытов с этими объектами. В первой серии опытов

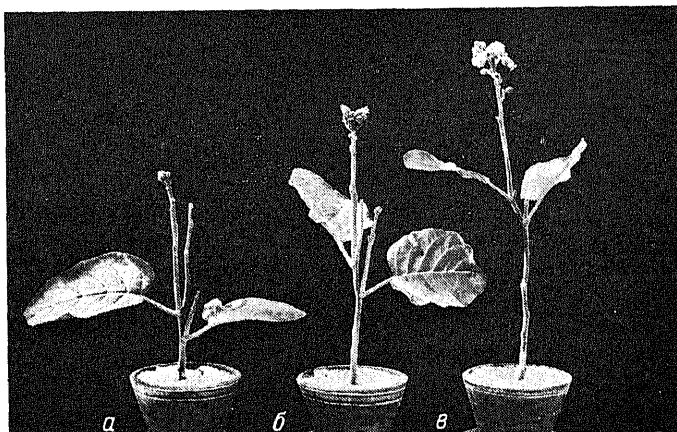


Рис. 124. Последовательное зацветание побегов махорки, расположенных в пазухах листьев в различных ярусах по оси главного стебля (25.VII 1973 г.)

а — в нижнем, *б* — в среднем, *в* — в верхнем ярусах

целью было воспроизведение физиологического градиента на целых модельных растениях; во второй серии выясняли роль листьев различных ярусов в физиологическом градиенте зацветания побегов. Растения махорки и табака выращивали на естественной длине дня и по достижении достаточно крупных размеров брали в опыты.

В опытах первой серии растения декапитировали, а затем оставляли на стебле по 2 листа и по 2 пазушных побега и удаляли все остальные листья и побеги по схеме: 1) листья и побеги нижних ярусов, 2) листья и побеги средних ярусов, 3) листья и побеги верхних ярусов. Растения выращивали как на длинном 18-часовом, так и на коротком 9-часовом дне.

Результаты опытов показали, что на длинном и коротком дне как у махорки, так и у табака Трапезонд в полной мере выявился физиологический градиент — в первую очередь бутонизировали и цвели пазушные побеги верхнего яруса, а потом последовательно побеги среднего и нижнего ярусов. В условиях короткого дня растения бутонизировали и цвели на несколько дней позднее, но последовательность зацветания побегов была такой же, как на длинном дне; рост побегов был более слабым (рис. 124).

В этой серии был проведен еще один опыт с черенкованием стеблей махорки и табака Трапезонд для выявления физиологического градиента на черенках. В этом опыте получалась такая же картина, как и на целых растениях; побеги на черенках, взятых с верхнего яруса стеблей, бутонизировали и цвели раньше всего, затем побеги на черенках среднего яруса и, наконец, побеги на черенках нижнего яруса. Вместе с тем на черенках из среднего и

нижнего яруса образование корней проходило быстрее, чем на черенках из верхнего яруса.

В опытах второй серии растения махорки и табака Трапезонд до начала и в течение всего периода опытов находились на длинном 18-часовом дне. В день начала опыта они были декапитированы, распределены на 3 группы и подвергнуты формовке. Во всех группах были растения только с листьями нижнего яруса (по 1 листу в случае махорки и по 2 листа в случае табака Трапезонд), с листьями среднего яруса и с листьями верхнего яруса; в каждой из этих 3 групп были растения только с верхними побегами, со средними и нижними побегами.

Опыты показали, что у обоих видов растений зацветание верхних побегов идет одновременно или почти одновременно независимо от расположения листьев (рис. 125); зацветание средних побегов наступает позднее, но одновременно у всех растений также независимо от того, имеются ли на стебле листья нижние, средние или верхние; такое же одновременное зацветание наблюдается у нижних побегов независимо от расположения листьев. Вместе с тем при различном расположении побегов их зацветание идет строго в соответствии с физиологическим градиентом независимо от расположения листьев (рис. 126). Рост верхних побегов происходит наиболее интенсивно, слабее у средних побегов и еще меньше у нижних. В этой серии был поставлен также опыт с целыми недекапитированными растениями махорки и табака Трапезонд, который показал, что зацветание главных верхушечных побегов наступает одновременно у всех растений, имеющих одни только нижние или средние, или верхние листья.

Результаты всех проведенных опытов позволяют сделать вывод о том, что листья, находящиеся на различных ярусах стебля, не оказывают влияния на зацветание побегов растений нейтральных видов. Этим листья фотопериодически нейтральных видов качественно отличаются от листьев фотопериодически чувствительных видов, которые являются рецепторными органами фотопериодического воздействия и имеют решающее значение для зацветания побегов [Чайлахян, Хажакян, 1974а].

В лаборатории роста и развития подобные данные были получены при изучении градиента цветения вновь регенерирующих почек у табака Трапезонд [Константинова и др., 1976]. Оказалось, что зацветание вновь регенерирующих почек, расположенных в разных ярусах стебля, также не зависит от яруса листа, а определяется положением самих почек на стебле. В работе Мак-Даниеля [McDaniel, 1980] с другим фотопериодически нейтральным табаком Висконсин 38 было показано, что скорость зацветания, выражающаяся в числе узлов, образовавшихся до терминального цветка на побеге как из верхушечной, так и из боковых почек, не зависит от числа и яруса листьев на стебле.

Более того, в опытах Т. Н. Константиновой, Т. В. Бавриной и Н. П. Аксеповой [Константинова и др., 1976] сравнивалась скорость бутонизации побегов из верхней, вновь регенерировав-



Рис. 125. Одновременное цветение побегов верхнего яруса при расположении листьев в различных ярусах по оси главного стебля растения махорки
а — в нижнем, *б* — в среднем, *в* — в верхнем ярусах

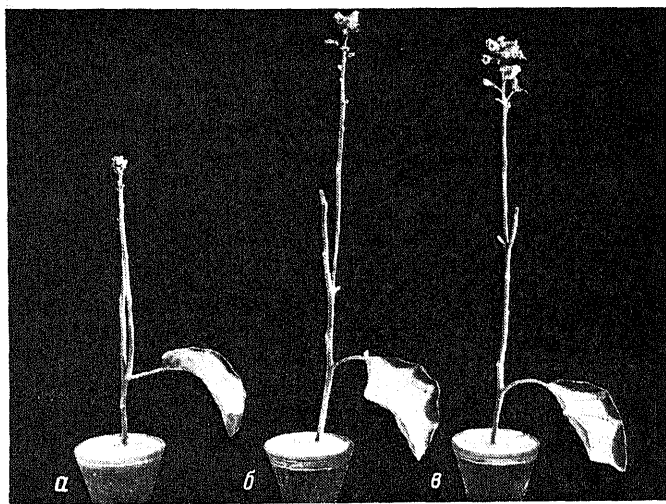
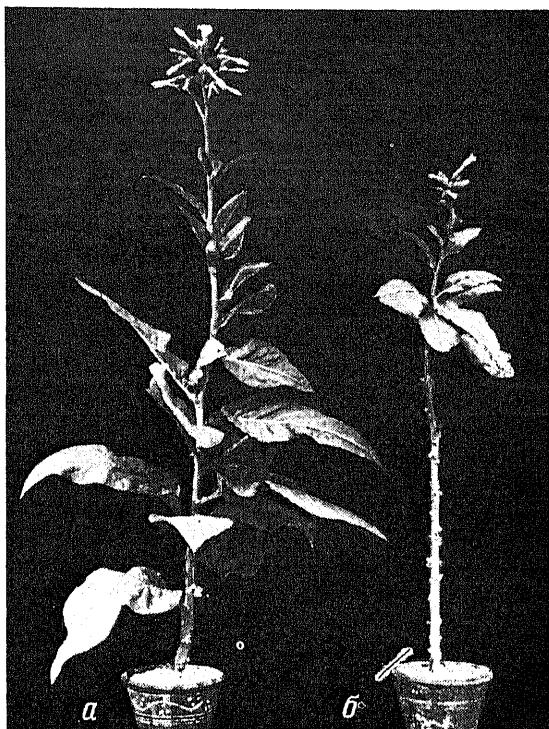


Рис. 126. Последовательное зацветание побегов махорки, расположенных в различных ярусах по оси главного стебля (10.X 1973 г.)
а — в нижнем, *б* — в среднем, *в* — в верхнем ярусах при одинаковом расположении листьев в нижнем ярусе

Рис. 127. Цветение вновь регенерировавших пазушных почек у растений Трапезонд при наличии (а) и отсутствии (б) листьев



шей почки у перешедших к цветению и декапированных растений табака Трапезонд, как имеющих листья, так и полностью дефолированных. Оказалось, что бутонизация почек в этих двух случаях произошла одновременно — через 8 дней после их пробуждения независимо от наличия или отсутствия листьев на растениях, хотя растения с листьями цвели более обильно (рис. 127).

Следовательно, в этих условиях листья были не нужны для образования цветков у взрослых нейтральных растений, тогда как в такой же постановке опыта растениям короткодневного табака Мамонт и длиннодневного табака Сильвестрис требовалась для зацветания непрерывная работа листьев в условиях благоприятной длины дня.

Таким образом, листья взрослых фотопериодически нейтральных видов не играют специфической роли ни в скорости зацветания верхушечной почки, ни в изменении физиологического градиента зацветания побегов, сохраняя за собой значение ассимилирующих органов, обеспечивающих функциональную деятельность всего растения.

РОЛЬ КОРНЕЙ В ЦВЕТЕНИИ НЕЙТРАЛЬНЫХ ВИДОВ

Выяснение роли корней в процессах роста и цветения растений фотопериодически нейтральных видов проводилось нами совместно с Х. К. Хажаканом [Чайлахян, Хажакан, 1974б] в течение вегетационного сезона 1973 г. на растениях двух видов: подсолнечника Передовик и табака сорта Трапезонд. Растения выращивали в почве в вегетационном домике, а затем в вегетирующем состоянии отделяли от корней, помещали в стеклянные сосуды с водой и переносили в факторостатную камеру для регенерации новых корней. В день начала опыта у половины растений удалили все вновь образованные корни и делали это систематически в течение всего опыта (группа растений без корней); у другой половины растений корни оставляли на дальнейшее отрастание (группа растений с корнями). Воду в сосудах с растениями меняли каждое утро и в течение суток аэрировали путем продувания воздуха через систему трубок.

Опыт с подсолнечником в факторостатной камере проводили на длинном 16-часовом и коротком 8-часовом дне. Кроме того, растения на длинном дне с корнями и без корней опрыскивали 3 раза в неделю в течение 1 мес 0,01%-ными растворами гибберелловой кислоты (ГК) — одну группу и 6-бензиламинопурина (6-БАП) — другую.

Из рис. 128 видно, что во всех вариантах опыта отсутствие корней приводит к резкому замедлению роста: высота растений, лишенных корней, к концу опыта составляет 60—65% от высоты экземпляров с корнями. Различия в росте под влиянием длины дня не наблюдалось — растения на длинном дне с корнями и без корней имели высоту 69 и 43 см; растения на коротком дне соответственно 70 и 43 см (см. рис. 128). Обработка растений раствором 6-БАП не повлияла на скорость роста, тогда как обработка раствором ГК значительно усилила рост растений. Вместе с тем удаление корней не оказало существенного влияния на зацветание растений; растения с корнями и без корней на длинном и коротком дне, обработанные растворами ГК и 6-БАП и необработанные, зацветали одновременно или с колебаниями в 2—3 дня.

Опыт с табаком Трапезонд проводили в камере только на длинном 16-часовом дне — растения с корнями и без корней — и опрыскивали их 3 раза в неделю в течение 1 мес 0,01%-ными растворами: одну группу — ГК, другую группу — 6-БАП и третью — β -индолилуксусной кислоты (ИУК).

Из данных, приведенных на рис. 129 видно, что отсутствие корней приводит к резкому замедлению роста растений. Опрыскивание раствором ГК усилило рост растений с корнями и без корней, тогда как опрыскивание 6-БАП и ИУК снизило рост растений с корнями и меньше повлияло на рост растений без корней.

Бутонизация и цветение растений, лишенных корней, задерживались в контрольном варианте на 4 и 6 дней, а в вариантах с обработкой ГК — на 10 и 12 дней, с обработкой 6-БАП — на 8 и 10 дней. Большая задержка цветения растений, лишенных корней, в двух последних вариантах объясняется тем, что опрыскивание растворами ГК и 6-БАП ускорило бутонизацию и цветение растений с корнями и вместе с тем не повлияло или мало повлияло на эти процессы у растений, лишенных корней.

В целом результаты опытов с подсолнечником и табаком показали, что удаление корней вызывает у растений обоих этих видов резкое торможение роста и вместе с тем не оказывает существенного влияния на зацветание растений [Чайлахян, Хажакян, 1974а].

Имеются наблюдения, что в отдельных случаях удаление корней у растений даже несколько ускоряет образование цветочных органов. Такой эффект получается, если сравнить поведение растений, у которых оставлены старые корни, с теми, у которых они удалены. Так, в наших опытах с табаком Трапезонд и махоркой, поставленных по такому методу, с ежедневной сменой воды для корней, но без систематического продувания воздухом, отдельные растения со срезанными корнями начали образование бутонов несколько раньше, чем растения, у которых корни были оставлены. Весьма вероятно, что в этом случае сказалось задерживающее действие старых корней, находящихся в недостаточно благоприятных условиях аэрации.

Результаты проведенных опытов позволяют сделать вывод, что функциональная деятельность корней определяющим образом влияет на рост растений фотопериодически нейтральных видов, но не играет роли в процессе их зацветания, что было раньше показано в отношении стебельных растений короткодневных, длиннодневных и длинно-короткодневных видов.

Вместе с тем в работе Мак-Даниела [McDaniel, 1980] с другим фотопериодически нейтральным табаком Висконсин 38 обнаружено, что цветение растений было сильно задержано, если верхушку растений периодически после образования 6—10 листьев срезали и укореняли. Только после прекращения укоренения растения переходили к цветению. Задержка цветения наблюдалась и при индукции образования придаточных корней вверх по стеблю растений.

Различные результаты этих опытов и опытов с подсолнечником и табаком Трапезонд, вероятно, объясняются тем, что последние проводились с более взрослыми растениями, в меристеме которых уже началась детерминация цветения. Вполне вероятно, что на ювенильном этапе развития образование придаточных корней может оказывать задерживающее действие на цветение растений.

Это действие может быть обусловлено не обязательно образованием каких-то метаболитов — ингибиторов в корнях, но просто конкурирующим по отношению к стеблевой меристеме действием



Рис. 128. Влияние корней на рост и цветение растений подсолнечника сорта Передовик в условиях разной длины дня (13.XI 1973 г.)

а, б — растения на длинном дне,
в, г — на коротком дне;

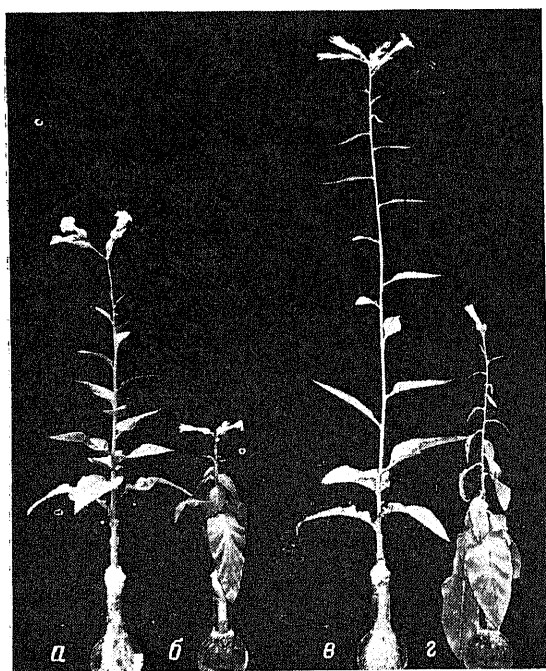


Рис. 129. Влияние корней на рост и цветение табака Трапезонд в связи с обработкой ГК (13.XI 1973 г.)

а — с корнями,
б — без корней,
в — с корнями и опрыскивание раствором ГК,
г — без корней и опрыскивание раствором ГК

образующихся придаточных корней как акценторов ассимилятов листьев. Вполне вероятно, что даже на ювенильном этапе развития фотопериодически нейтральных видов корни, по-видимому, не играют специфической роли в регуляции их цветения.

Таким образом, у фотопериодически нейтральных видов листья и корни не оказывают решающего влияния на зацветание побегов, а листья не играют специфической роли в изменении градиента цветения по оси главного стебля.

РОЛЬ РАЗНЫХ ЗОН СТЕБЛЯ В ПРОЯВЛЕНИИ ГРАДИЕНТА ЦВЕТЕНИЯ

Естественно было предположить, что определяющее значение в градиенте цветения играют стеблевые зоны разных ярусов, в которых расположены узлы с листом и пазушным побегом. Для обоснования этого предположения нами осенью 1974 г. и весной 1975 г. были проведены прививочные опыты со взрослыми вегетирующими растениями фотопериодически нейтрального вида табака Трапезонд [Чайлахян, Хажакян, 1974, 1975].

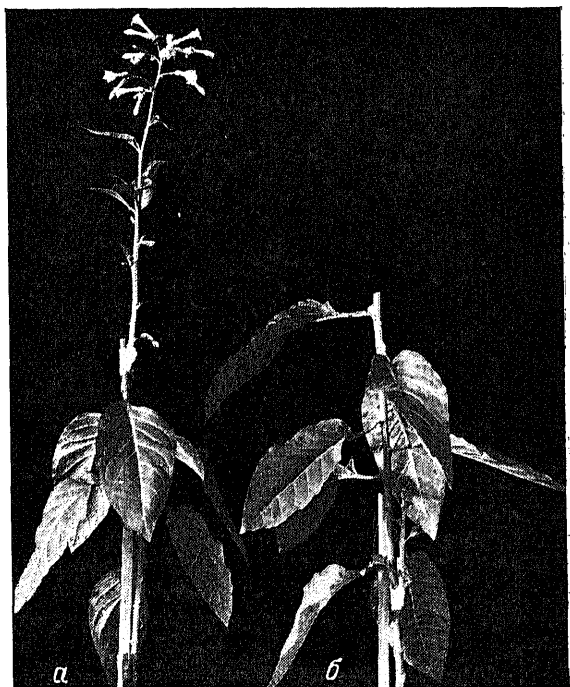
В предварительном опыте побеги из верхних ярусов прививали в узлы верхних и нижних ярусов, а побеги из нижних ярусов прививали в узлы нижних и верхних ярусов.

Опыт показал, что верхние побеги при их прививке в узлы

Рис. 130. Прививка верхних побегов фотопериодически нейтрального вида табака Трапезонд в узел верхнего яруса (а) растения того же вида и в узел нижнего яруса (б) (10.XI 1974 г.)

а — быстрый рост и цветение,

б — замедленный рост, отсутствие цветения



нижних ярусов задерживались в росте и цветении по сравнению с теми побегами, которые прививались в узлы верхних ярусов (рис. 130). Нижние же побеги при их прививке в узлы верхних ярусов ускоряли рост и цветение по сравнению с теми побегами, которые прививали в узлы нижних ярусов.

В основном опыте с прививками молодые 6-сантиметровые побеги прививали в таких вариантах: 1) из верхнего яруса растения в узел верхнего яруса, 2) из верхнего яруса в узел нижнего яруса, 3) из нижнего яруса в узел нижнего яруса, 4) из нижнего яруса в узел верхнего яруса (рис. 131).

Для получения прививочных побегов растения-доноры за 12 дней до начала прививок были разделены на 2 группы: для получения верхних прививочных побегов у растений одной группы удаляли верхушку и все почки, кроме одной, расположенной выше листьев верхнего яруса; для получения нижнего прививочного побега у растений другой группы удаляли верхушку, часть стебля с листьями верхнего и среднего ярусов и оставляли листья нижнего яруса и одну почку над ними. До прививок верхние и нижние побеги растений-реципиентов выросли до 6—8 см в длину, после чего была произведена прививка побегов клином в расщеп в узлы верхнего и нижнего ярусов растений-доноров.

Результаты опыта (рис. 132) показали, что при трансплантации верхних побегов в узлы нижних ярусов значительно задерживаются рост, бутонизация и цветение; при трансплантации нижних побегов в узлы верхних ярусов, наоборот, значительно ускоряются их рост, бутонизация и цветение. Весьма вероятно, что при трансплантации верхних и нижних побегов в зачаточном состоянии, т. е. без 12-дневной выгонки в рост, различия были бы еще более существенны [Чайлахян, Хажакян, 1975a]. Подобные результаты ранее были получены Е. К. Ефёйкиным [1947a] в опытах с томатами и Мак-Даниелем и Хсу [McDaniel, Hsu, 1976] с фотопериодически нейтральным табаком Висконсин 38.

Таким образом, можно сделать вывод, что последовательность в росте и зацветании побегов по оси главного стебля растений фотопериодически нейтральных видов, т. е. физиологический градиент цветения, определяется различием в цветочно-спелом состоянии стеблевых зон разных ярусов, в которых расположены узлы с листом и пазушным побегом.

В связи с этим встал вопрос о том, в какой мере различие в цветочно-спелом состоянии стеблевых зон разных ярусов зависит от коррелятивных взаимоотношений между ними в целом растении. Для выяснения этого вопроса нами были взяты взрослые растения табака Трапезонд 6-месячного возраста в начале фазы бутонизации, у них были вырезаны маленькие 2-сантиметровые стеблевые отрезки с почкой из апикальной и базальной частей стебля. Отрезки выдерживали в течение 5 ч в 0,005 %-ном растворе ИУК, а затем укореняли в песке. После укоренения,

Рис. 131. Схема опыта с прививками растений табака Трапезонд

- а* — верхний побег в узел верхнего яруса,
- б* — верхний побег в узел нижнего яруса,
- в* — нижний побег в узел нижнего яруса,
- г* — нижний побег в узел верхнего яруса

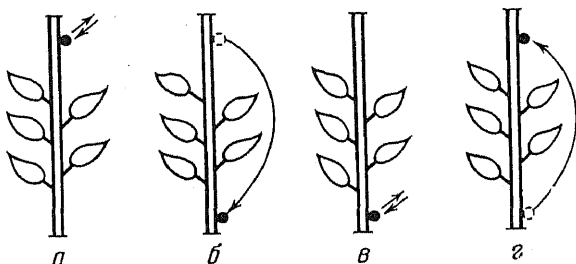


Рис. 132. Прививки побегов табака Трапезонд в узлы различных ярусов растений (22.IV 1975 г.)

- а* — верхний побег в узел верхнего яруса, быстрый рост и цветение; *б* — верхний побег в узел нижнего яруса, замедленный рост и бутонизация; *в* — нижний побег в узел нижнего яруса, замедленный рост и вегетация; *г* — нижний побег в узел верхнего яруса, быстрый рост и цветение

через 82 дня, отрезки пересаживали в вазоны с почвой, где они росли в оранжерее до конца опыта.

Укоренение стеблевых отрезков и рост побегов из почек проходили медленно; несколько быстрее было образование корней у отрезков, взятых с базальной части стеблей. С течением времени рост растений постепенно усиливался, но различий как в интенсивности роста, так и в зацветании растений из боковых апикальных и базальных почек не было. Бутонизация наступала у растений из базальных и апикальных почек соответственно через 195 и 199 дней, цветение через 208 и 209 дней [Чайлахян, Хажакян, 1975а] (рис. 133).

Таким образом, выяснилось, что при удалении апикальных и базальных боковых почек с маленькими отрезками стеблей от материнского растения и их изолированной культуре они претер-



Рис. 133. Рост и цветение растений табака Трапезонд, возникших из изолированных почек с маленькими отрезками стеблей из апикальной (а) и базальной (б) частей растений (1.IV 1975 г.)

певают возврат к ювенильному состоянию и впоследствии из них получают медленно растущие и поздноцветущие растения. При этом по интенсивности роста и скорости зацветания растений из апикальных и базальных почек между собой не различаются.

Из этого следует, что качественные различия в росте и зацветании побегов, возникающих из апикальных и базальных почек на целых растениях табака Трапезонд, обуславливаются коррелятивными взаимоотношениями, существующими между стеблевыми зонами разных ярусов. Проведенные опыты позволяют сделать общий вывод, что физиологический градиент цветения фотопериодически нейтральных видов определяется различием в цветочно-спелом состоянии стеблевых зон разных ярусов, зависящем от коррелятивных взаимоотношений между ними.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ГРАДИЕНТ ЦВЕТЕНИЯ В КУЛЬТУРЕ IN VITRO

На особое значение физиологического состояния коры стеблей в регуляции цветения у фотопериодически нейтральных видов указывают и опыты по сохранению способности к флоральному морфогенезу в культуре *in vitro* у стеблевых эксплантатов из основной оси соцветия табака Висконсии 38 [Aghion-Prat, 1965] и ряде других фотопериодически нейтральных сортов табака, в том числе Трапезонда [Аксенова и др., 1972].

В нашей лаборатории в опытах Н. П. Аксеновой, Т. В. Бавриной и Т. Н. Константиновой [Константинова и др., 1976]

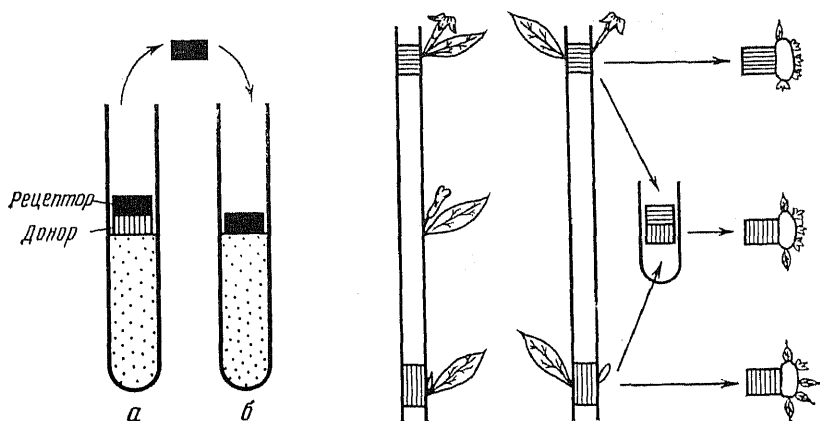


Рис. 134. Схема опытов по контактному культивированию эксплантатов
 а — культивирование в контакте 7 дней; б — перенос эксплантата-рецептора на свежую среду и культивирование в течение 3 нед

Рис. 135. Схема опыта по контактному культивированию эксплантатов из оси соцветия и средней части стебля цветущих растений табака Трапезонд. Под влиянием эксплантата-донора из оси соцветия усилилось образование цветочных почек у эксплантата-рецептора из средней части стебля

было показано, что наблюдавшийся у табака Трапезонд градиент цветения *in vivo* полностью сохраняется при культивировании как первичных каллусов, полученных на стеблевых эксплантатах из разных зон стебля, так и у пассированных каллусов.

В опытах, проведенных нами совместно с Н. П. Аксеновой и Т. Н. Константиновой [Аксенова и др., 1979; Константинова и др., 1982; Chailakhyan, 1982], было обнаружено, что стеблевые эксплантаты табака Трапезонд при культивировании *in vitro* выделяют в среду культивирования морфогенные вещества, которые могут передаваться от одних эксплантатов к другим через среду культивирования или при культивировании эксплантатов в непосредственном контакте друг с другом. Морфогенные вещества эксплантатов стеблей вегетирующих растений стимулируют образование вегетативных почек, т. е. усиливают вегетативное направление морфогенеза, морфогенные вещества эксплантатов цветущих растений усиливают образование цветочных почек, т. е. усиливают генеративное направление морфогенеза. Оказалось, что ткани из разных зон стебля цветущих растений табака Трапезонд отличаются, по-видимому, по содержанию этих морфогенных факторов. Схема подобных опытов представлена на рис. 134.

В этих опытах (табл. 3, рис. 135) сегменты стебля в течение 7 дней культивировали в контакте, после чего эксплантат-рецептор переносился на свежую культуральную среду в другие про-

Таблица 3

Влияние контактного культивирования эксплантатов из вегетирующих и цветущих растений на их морфогенез

Рецептор	Донор	Число почек на 1 эксплантат-рецептор		Рецептор	Донор	Число почек на 1 эксплантат-рецептор	
		вегети- рующих	цветочных			вегети- рующих	цветочных
Ц	Ц	2,0±0,7	5,3±0,8	В	Ц	2,8±0,5	0
Ц	В	4,2±0,5	2,0±0,7	Цс	Цс	3,0±0,6	0,4±0,3
В	В	3,6±0,7	0	Цс	Ц	2,6±0,5	2,4±0,4
				Цс	В	3,5±0,7	0,3±0,2

Примечание. Эксплантаты: В — вегетирующих растений, Ц — из оси соцветия, Цс — из средней части стебля цветущих растений.

бирки. Число образовавшихся вегетативных и цветочных почек у эксплантата-рецептора учитывали спустя 3 нед культивирования.

Как видно из табл. 3, у эксплантатов-рецепторов из цветущих растений под влиянием эксплантатов из вегетирующих растений уменьшилось число цветочных и увеличилось число вегетативных почек. У эксплантатов-рецепторов из вегетирующих растений под влиянием эксплантатов из цветущих растений не удалось стимулировать образования цветочных почек. Эти результаты хорошо совпадают с данными опытов, в которых стимуляция генеративного морфогенеза под влиянием веществ, диффундирующих в агаровую питательную среду из сегментов коры центральной оси соцветия, наблюдалась только у эксплантатов-рецепторов из цветущих растений и ее не было у эксплантатов-рецепторов из вегетирующих растений [Аксенова и др., 1979].

Значительными представляются данные, полученные для эксплантатов-рецепторов средней части стебля цветущих растений. В соответствии с градиентом цветения у этих эксплантатов генеративный морфогенез выражен сравнительно слабо, и они образуют в культуре *in vitro* в основном вегетативные почки; вместе с тем они обладают и способностью к образованию цветочных почек. Под влиянием эксплантатов из оси соцветия эта способность рецепторных эксплантатов усиливалась и заметно стимулировалось образование цветочных почек, чего не было при их контакте с эксплантатами из вегетирующих растений (см. рис. 135). В этом случае четко выявляется влияние веществ, диффундирующих из тканей эксплантатов-доноров из центральной оси соцветия в ткани эксплантатов-рецепторов, взятых из средней части стебля цветущих растений и способствующих генеративному направлению морфогенеза.

Различная реакция эксплантатов из вегетирующих растений и эксплантатов из средней части стебля цветущих растений на притекающие к ним вещества эксплантатов-доноров из центральной оси соцветия связана с тем, что эксплантаты вегетирующих растений получены от молодых экземпляров, еще не прошедших тех возрастных изменений, которые делают их способными к реакции на эти вещества. Эксплантаты из средней части стебля цветущих растений получены от взрослых экземпляров и потому обладают способностью реагировать на действие этих веществ.

Таким образом, градиент цветения у табака Трапезонд выявлен на целых растениях, в культуре изолированных стеблевых каллусов и в опытах с прививками верхних и нижних почек в разные зоны стебля. Ответная реакция морфогенеза эксплантатов на вещества, диффундирующие из сегментов коры цветущих растений и стимулирующие образование цветочных почек, дает возможность предположить наличие градиента распределения этих веществ по стеблю.

В целом опыты со стимуляцией цветения нижних почек при их прививке в верхние зоны стебля, а также со стимуляцией образования цветочных почек на сегментах из средней части стебля под влиянием контакта с сегментами из оси соцветия табака Трапезонд показали, что физиологический градиент цветения определяется цветочно-спелым состоянием стеблевых зон разных ярусов, зависящим от коррелятивных взаимоотношений между ними.

ВЛИЯНИЕ КОЛЬЦЕВАНИЯ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ГРАДИЕНТ ЦВЕТЕНИЯ

Коррелятивные взаимоотношения между стеблевыми зонами разных ярусов, в которых расположены узлы с листом и пазушным побегом, по-видимому, основаны на обмене и передвижении пластических и регуляторных веществ, осуществляемом в первую очередь по проводящим элементам флоэмы стебля.

Для обоснования этого предположения нами были предприняты опыты с кольцеванием стебля растений 2 фотопериодически нейтральных видов: махорки и табака Трапезонд [Чайлахян, Хажакян, 1975б].

В опыте с махоркой взрослые растения были декапитированы и на них оставлено по 3 листа; по одному листу с пазушной почкой в верхнем, среднем и нижнем ярусах. Первая группа таких растений служила контролем, а во второй группе были сделаны кольцевания: в каждом растении лист с пазушной почкой во всех трех ярусах отделялся с обеих сторон кольцевым надрезом от соседних листьев, всего произведено 6 кольцеваний. В другой серии у контрольных и кольцеванных растений были удалены все листья и оставлены лишь побеги.

На рис. 136 видно, что если у контрольных растений быстро растет и цветет побег верхнего яруса, а побег нижнего яруса



Рис. 136. Влияние кольцевания на нарушение физиологического градиента цветения у фотопериодически нейтрального вида — махорки (22.XI 1974 г.)
а — контроль; *б* — растение с шестью кольцевыми надрезами

Рис. 137. Обратный физиологический градиент цветения у фотопериодически нейтрального вида — табака Трапезонд в результате кольцевания (16.IV 1975 г.)

На стебле растения сделано четыре кольцевых надреза

остается в зачаточном состоянии, то у кольцеванных, наоборот, быстро растет и цветет побег нижнего яруса, тогда как побег верхнего яруса остается в зачаточном состоянии. Такое соотношение в росте и цветении побегов наблюдается у растений как с листьями, так и без листьев.

Опыт с табаком Трапезонд поставлен по такой же схеме, но с разным числом кольцеваний. Взрослые растения в начале бутонизации также были декапитированы и на них оставлено по 3 листа с пазушной почкой в каждом ярусе. Затем все растения были разбиты на 4 группы: 1) без кольцевания (контроль); 2) с 2 кольцеваниями, между верхним и средним, между средним и нижним листьями; 3) с 4 кольцеваниями, помимо указанных 2, ниже верхнего и выше нижнего листьев; 4) с 6 кольцеваниями, по 2 кольцевания выше и ниже каждого листа (как в опыте с махоркой).

Выяснилось, что у контрольных растений быстро растет, бутонизирует и цветет побег верхнего яруса, тогда как побеги

среднего и еще в большей мере нижнего яруса отстают в росте и далеки от бутонизации и цветения. При 6 кольцеваниях растут, бутонизируют и цветут все 3 побега, нарушается физиологический градиент цветения; при 2 кольцеваниях градиент изменяется в обратную сторону; при 4 кольцеваниях достигается наибольший эффект: возникает полностью обратный градиент цветения (рис. 137) [Чайлахян, Хажакян, 1975б].

Проведенные опыты с кольцеванием растений махорки и табака Трапезонд свидетельствуют о том, что при перерезке проводящих элементов флоэмы стебля вместе с нарушением передвижения пластических и регуляторных веществ по коре не только нарушается обычный физиологический градиент цветения, но может быть достигнут и диаметрально противоположный градиент.

РОЛЬ ПОЛЯРНОСТИ

В ФИЗИОЛОГИЧЕСКОМ ГРАДИЕНТЕ ЦВЕТЕНИЯ

В основе градиента физиологических процессов, в том числе в зацветании побегов, лежит полярность, являющаяся неотъемлемым свойством органических структур [Кренке, 1940; Чайлахян, 1958а; Молотковский, 1961]. Поэтому нами были предприняты опыты по преодолению полярности у табака Трапезонд, для чего использовали метод, с помощью которого нам совместно с Т. В. Некрасовой [Чайлахян, Некрасова, 1956] ранее удалось преодолеть полярность органообразования у черенков лимона и вызвать образование корней на их апикальных концах.

В основном опыте из средней части стебля взрослых 5–6 месячных растений табака Трапезонд, находящихся в фазе бутонизации, вырезали крупные черенки (35–40 см), которые делили на 2 группы: прямые, укореняемые базальными концами, и перевернутые, укореняемые апикальными концами. Каждую группу черенков разбивали на 3 варианта и выдерживали в темноте 24 ч: 1) в воде; 2) в 0,02%-ном растворе ауксина; 3) в смеси 0,02%-ного раствора ауксина и 0,2%-ной аскорбиновой кислоты.

Затем черенки высаживали в парник, где проходило укоренение как нормально ориентированных, так и перевернутых черенков в течение 1 мес. Затем их пересаживали в вазоны, где они находились до конца опыта.

Приведенные в табл. 4 данные показывают, что растения из перевернутых необработанных черенков полностью сохраняют обычный градиент цветения, из перевернутых и обработанных ауксином сохраняют его на 75%, а из перевернутых и обработанных смесью ауксина и аскорбиновой кислоты у 62% наблюдается обратный градиент. Это хорошо видно на рис. 138, где у перевернутого черенка, обработанного смесью ауксина и аскорбиновой кислоты, крупный цветущий побег сформировался в нижнем ярусе растения (рис. 138, б), тогда как у непереверну-



Рис. 138. Нарушение физиологического градиента цветения у растений табака Трапезонд под влиянием ауксина и аскорбиновой кислоты (27.XII 1974 г.)

а — растение из нормально ориентированного черенка; б — растение из перевернутого черенка

Таблица 4

Влияние ауксина (β -индолилуксусной кислоты) и аскорбиновой кислоты на преодоление полярности и градиента цветения у растений табака Трапезонд

Вариант	Обычный градиент цветения, % растений	Обратный градиент цветения, % растений	Число дней от начала опытов до бутонизации первого побега
Прямые, вода	100	—	79
Перевернутые, вода	100	—	103
Прямые, ауксин	100	—	95
Перевернутые, ауксин	75	25	107
Прямые, ауксин и аскорбиновая кислота	100	—	54
Перевернутые, ауксин и аскорбиновая кислота	38	62	65

того черенка такой побег сформировался в верхнем ярусе растения (рис. 138, а).

Результаты этих опытов показывают, что с помощью физиологически активных ссединений, преодолевающих полярность корнеобразования, можно нарушить и полярность роста и зацветания побегов по главной оси стебля, т. е. нарушить физиологический градиент цветения [Чайлахян, Хажакян, 1975а].

Совокупность приведенных экспериментальных данных свидетельствует о том, что механизм регуляции цветения у фото-периодически нейтральных видов определяется физиологическим состоянием живых тканей стеблевых зон, в которых расположены узлы с листом и пазушным побегом. Это же физиологическое состояние, по-видимому, основано на полярности и градиенте распределения пластических и физиологически активных веществ — фитогормонов, нуклеиновых кислот и белков, изучение которых может дать основу для понимания природы физиологического градиента цветения растений.

ГРАДИЕНТЫ НЕКОТОРЫХ МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В СТЕБЛЕ НЕЙТРАЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

С целью установления распределения физиологически активных веществ по стеблю растений, обладающих градиентом цветения, нами совместно с Хажакяном было предпринято изучение содержания некоторых фитогормонов и ингибиторов в тканях коры, взятых из апикальных и базальных сегментов стебля взрослых цветущих растений табака Трапезонд и махорки [Хажакян, Чайлахян, 1975].

Результаты проведенной работы показали, что активность гиббереллинов и содержание таких характерных для табаков полифенолов, как хлорогеновая кислота (ХЛ) и скополетин (СК) [Григорьева, Кучеров, 1971], выше в тканях коры из апикальных сегментов по сравнению с базальными, и, наоборот, активность ауксинов и абсцизинподобных веществ выше в тканях коры из базальных сегментов по сравнению с апикальными. В дальнейшем в нашей работе с В. Н. Ложниковой и В. А. Негрецким [Негрецкий и др., 1984] было также найдено, что активность гиббереллинов увеличивается в акропетальном направлении по стеблю, а содержание абсцизовой кислоты, измеренное количественным методом, увеличивается в базипетальном направлении по стеблю табака Трапезонд. Кроме того, были получены данные по распределению активности цитокининов по стеблю цветущих растений: она оказалась выше в апикальных частях стебля по сравнению с базальными. Далее с помощью количественного метода нами совместно с Л. И. Сергеевой и др. [Сергеева и др., 1986] было обнаружено такое же распределение ауксина по стеблю цветущих растений табака Трапезонд, как и полученное

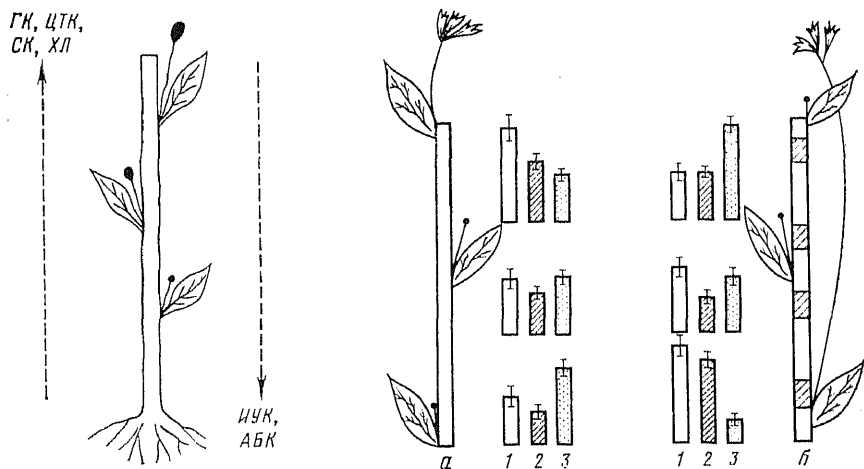


Рис. 139. Сопоставление физиологического градиента цветения и градиента распределения физиологически активных соединений по стеблю фотопериодически нейтрального табака Трапезонд

Рис. 140. Схема распределения фитогормонов по стеблю табака Трапезонд при прямом (а) и обратном (б) градиентах цветения

1 — гиббереллины, 2 — цитокинины, 3 — АБК

ранее методом биотеста. Суммирование всех данных по градиенту распределения физиологически активных веществ по стеблю цветущих растений представлено на рис. 139.

Сопоставление этого градиента распределения фитогормонов и фенольных соединений с физиологическим градиентом цветения фотопериодически нейтральных видов табака Трапезонд и махорки дает основание сделать вывод, что быстрый рост и раннее цветение побегов верхнего яруса растений происходят на фоне увеличенного содержания в коре гиббереллинов, цитокининов, хлорогеновой кислоты и скополетина, тогда как слабый рост и задержка цветения побегов нижнего яруса коррелирует с повышенным содержанием ауксинов и абсцизовой кислоты.

С целью сопоставления распределения фитогормонов по стеблю растений, обладающих прямым и обратным градиентом цветения, нами совместно с В. Н. Ложниковой и В. А. Негрецким [Негрецкий и др., 1984] было предпринято изучение содержания гиббереллинов, цитокининов и абсцизовой кислоты в тканях коры, взятых из апикальных, средних и базальных сегментов стебля взрослых зацветающих растений табака Трапезонд. Вегетирующие растения табака Трапезонд в возрасте 4 мес были декапитированы и на них оставлено по одному листу с пазушной почкой на верхнем, среднем и нижнем ярусах стебля. Часть растений оставалась контрольной, в другой группе на растениях были сделаны 4 кольцевания; 2 между верхними и средним лис-

том и 2 между средним и нижним листом. В контрольной группе растений, как в описанных выше опытах, активно росли и зацветали побеги верхнего яруса, а в опытной группе с кольцеванием активно росли и цвели побеги нижнего яруса, тогда как побеги среднего и верхнего ярусов этих растений задерживались в развитии и не имели бутонов и цветков.

Анализ определения активности гиббереллинов, цитокининов и содержания абсцизовой кислоты в разных участках стебля при прямом и обратном градиенте цветения показал, что кольцевание, смещая градиент цветения почек, в той же мере смещает градиент распределения гормонов по стеблю (рис. 140). И в том, и в другом случае наиболее активный рост и быстрое зацветание почек (при прямом градиенте в верхних и при обратном градиенте в нижних узлах стебля) происходят на фоне высокой активности гиббереллина и цитокинина и низкого содержания абсцизовой кислоты.

Таким образом, изучение баланса фитогормонов по оси стебля фотопериодически нейтрального табака Трапезонд при естественном и смещенном, обратном, градиентах цветения позволяет считать, что градиент цветения находится в непосредственной связи с градиентом активности фитогормонов по стеблю.

Показано также наличие концентрационного градиента распределения хлорогеновой кислоты [Paulet, 1970], пролина [Vallee et al., 1969], ДНК [Wardell, Skoog, 1973] по стеблю фотопериодически нейтральных табаков Висконсин 38 и *N. xanthi*.

В нашей совместной работе с Л. И. Сергеевой, Т. Н. Константиновой и Н. П. Аксеновой [Сергеева и др., 1984] также выявлено наличие по стеблю табака Трапезонд биохимического градиента активности ферментов пероксидазы и полифенолоксидазы. Оказалось, что активность пероксидазы увеличивается, а активность полифенолоксидазы уменьшается в акропетальном направлении в коре стебля. Подобные изменения активности изученных ферментов обнаружены и в ходе онтогенеза по мере приближения растений к цветению.

Оба градиента — физиологический градиент способности к цветению и биохимический градиент активности ферментов — основаны прежде всего на коррелятивных взаимодействиях, складывающихся в целостном растении.

Так, оказалось, что если у цветущих растений удалить верхнюю половину стебля до 9–12-го узла снизу, то вновь регенерирующие на этих узлах почки зацветают заметно быстрее, чем соответствующая почка на целом растении (рис. 141). В то же время удаление верхней части стебля приводит к понижению активности пероксидазы и повышению активности полифенолоксидазы в оставшейся нижней части стебля (табл. 5). Эти опыты указывают на то, что как физиологический градиент цветения, так и биохимический градиент активности ферментов основаны на одних и тех же взаимодействиях верхних и нижних участков стебля в системе целостного растения.

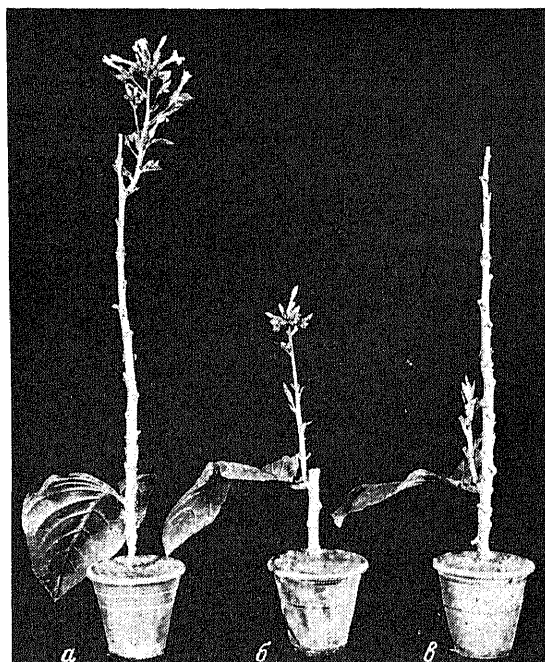
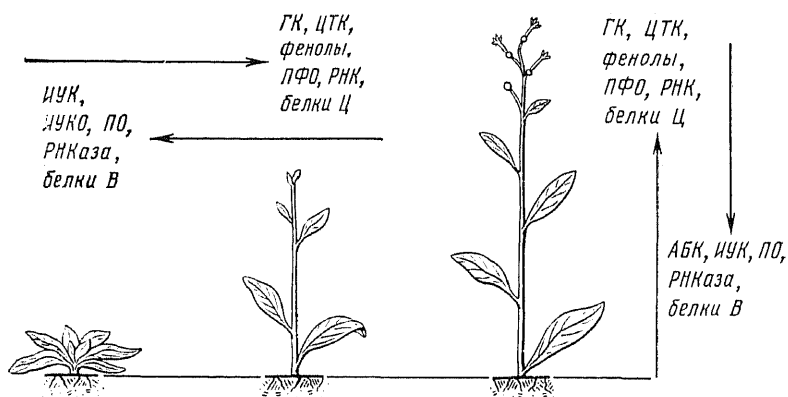


Рис. 141. Влияние формовки на физиологический градиент цветения табака Трапезонд

а, в — верхняя часть стебля не удалена: *а* — верхняя почка цветет, *в* — нижняя почка вегетирует; *б* — верхняя часть стебля удалена, нижняя почка цветет

Рис. 142. Изменение направления метаболизма в стебле табака Трапезонд в связи с возрастом и физиологическим градиентом цветения

ГК — гиббереллины, ЦТК — цитокинины, АБК — абсцизовая кислота, ИУКО — инукоксидаза, ПО — пероксидаза, ПФО — полифенолоксидаза, белки Ц — белки цветочных органов, белки В — белки вегетативных органов. Направление стрелок указывает усиление процессов



Устойчивая корреляция изменения активности пероксидазы и полифенолоксидазы со скоростью цветения как в ходе онтогенеза, так и вдоль по оси главного стебля в соответствии с физиологическим градиентом цветения указывает на то, что хотя бы некоторые из функций этих полифункциональных ферментов участвуют в процессах, связанных с регуляцией цветения высших растений. Наиболее вероятно, что такой функцией

Таблица 5

Влияние формовки на пероксидазную (ПО) и полифенолоксидазную (ПФО) активность в коре стебля у табака Трапезонд

Часть стебля *	ПО ($\Delta A_{470} \cdot \text{мин}^{-1}$) на		ПФО ($\Delta A_{420} \cdot \text{мин}^{-1}$) на	
	1 г сырого веса	1 мг белка	1 г сырого веса	1 мг белка
Верхняя	8,17 \pm 0,61	1,97 \pm 0,19	2,80 \pm 0,43	0,55 \pm 0,11
Нижняя	26,97 \pm 2,12	8,52 \pm 0,57	1,22 \pm 0,17	0,39 \pm 0,03
Нижняя после декап- тации	19,47 \pm 1,72	5,99 \pm 0,48	2,18 \pm 0,63	0,64 \pm 0,12

* Варианты опыта те же, что и на рис. 141.

является их участие в метаболизме регуляторов ауксиновой и фенольной природы. В опытах, проведенных в нашей лаборатории [Голяновская, Баврина, 1986; Баврина, Финогина, Чайлахян, 1986; Финогина, Баврина, 1987], обнаружен градиент распределения РНКазной активности, содержания РНК и некоторых белков-антигенов по стеблю цветущих растений табака Трапезонд. Активность РНКазы снижалась в акропетальном направлении по стеблю и параллельно увеличивалось содержание РНК, содержание двух белков-антигенов изменялось по стеблю противоположным образом. Подобные же изменения активности РНКазы, содержания РНК и изученных белков-антигенов обнаружены в ходе онтогенеза табака Трапезонд.

В целом обнаружена корреляция градиента цветения с градиентом изменения активности пероксидазы, ИУКоксидазы, полифенолоксидазы, РНКазы, содержания РНК и некоторых белков-антигенов. Показан градиент распределения фитогормонов и фенольных соединений по стеблю цветущих растений: активность гиббереллинов, цитокининов, содержание хлорогеновой кислоты и скополетина возрастают в акропетальном направлении, а содержание абсцизовой кислоты и ауксипа — в базипетальном направлении. Подобные изменения обнаружены и в ходе онтогенеза фотопериодически нейтральных видов (рис. 142). Это сходство указывает на несомненную причастность найденных изменений метаболизма к регуляции цветения нейтральных видов как в связи с возрастом, так и с физиологическим градиентом цветения.

ЦВЕТЕНИЕ ПРИ ПРИВИВКАХ КОРОТКОДНЕВНОГО И ДЛИННОДНЕВНОГО ВИДОВ НА ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИ НЕЙТРАЛЬНЫЙ ВИД

Ярким примером общности бикомпонентного комплекса флоригена для растений разных фотопериодических групп являются опыты с прививками, в которых вегетирующий компонент прививки растений фотопериодически чувствительных видов цвел под влиянием цветущего компонента прививки растений фотопериодически нейтральных видов. В самых ранних опытах с прививками была выявлена способность к цветению у короткодневных видов в условиях длинного дня, привитых на подвой нейтральных видов: топиамбура на подсолнечник, табака сорта Мамонт на табак сортов Самсун и других, сои сортов Билокси и Пекинг на сою сортов Агат и Баторавка [Чайлахян, 1937; Мошков, 1937; Melchers, Lang, 1941]. Вместе с тем возникло противоречие, когда позднее было показано, что под влиянием подвоя — фотопериодически нейтрального сорта табака Делкрест — цветение сорта Мамонт не наступает, а вызывается цветение привоя — табака Сильвестрис на коротком дне [Zeevaart, 1958].

Для решения вопроса о том, в какой мере цветущие растения фотопериодически нейтральных видов могут влиять на цветение привитых к ним вегетирующих растений короткодневных и длиннодневных видов, находящихся на неблагоприятной для цветения длине дня, нами совместно с Х. К. Хажакяном и Л. Б. Агамьяном в 1976 г. были проведены опыты [Чайлахян и др., 1976] с 3 сортами табаков: нейтральным Трапезондом, длиннодневным Сильвестрисом и короткодневным Мамонтом. Растения нейтрального сорта Трапезонд и короткодневного сорта Мамонт находились на длинном 16—18-часовом дне, а растения длиннодневного сорта Сильвестрис на коротком 8-часовом дне. Растения нейтрального сорта Трапезонд в фазе начала цветения брали в качестве подвоев; в качестве привоев были взяты вегетирующие на длинном дне растения короткодневного сорта Мамонт и вегетирующие на коротком дне розеточные растения длиннодневного сорта Сильвестрис. Прививки табака Мамонт и Сильвестрис на Трапезонд были сделаны клином в расщеп. Прививки сорта Мамонт на Трапезонд содержались на длинном дне; прививки сорта Сильвестрис на Трапезонд — на коротком. В качестве контроля для прививок Мамонта на Трапезонд брали привитые растения Мамонта на Мамонт на длинном дне; для прививок Сильвестрис на Трапезонд в качестве контроля были взяты непривитые растения Сильвестрис на коротком дне. У подвоев удаляли все боковые побеги; у привоев — крупные листья. Результаты опытов показали, что при прививке верхушек-привоев растений короткодневного сорта Мамонт на цветущие растения-подвой нейтрального сорта Трапезонд они бутонизируют и цветут в условиях длинного дня, тогда как верхушки-привои сорта Мамонт, привитые на

Рис. 143. Индукция цветения растений-привоев сорта Мамонт при их прививке на растения-подвои сорта Транезонд (б) в условиях длинного дня (13.II 1976 г.)

а — контрольные привитые растения табака Мамонт на Мамонт на длинном дне

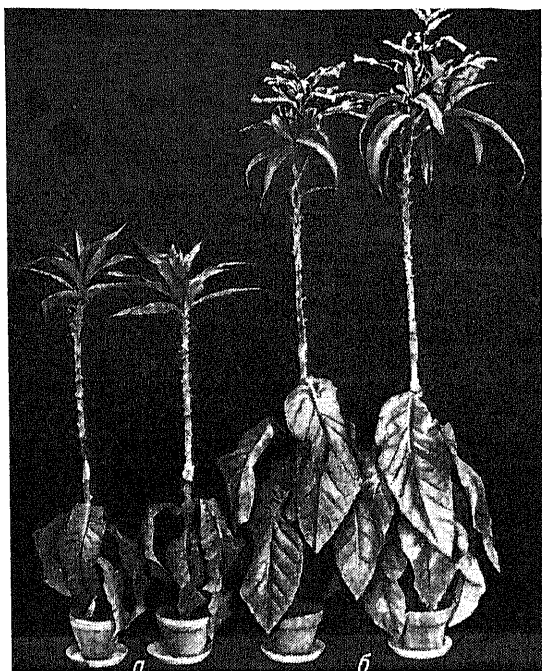


Рис. 144. Индукция цветения растений-привоев сорта Сильвестрис при их прививке на растения-подвои сорта Транезонд в условиях короткого дня (13.III 1976 г.)

а — контрольные непривитые растения сорта Сильвестрис на коротком дне;
б — привитые растения



Мамонт, остаются в вегетативном состоянии (рис. 143). При прививке верхушек-привоев длиннодневного сорта Сильвестрис на цветущие растения-подвои нейтрального сорта Трапезонд они бутонизируют и цветут в условиях короткого дня, тогда как непривитые растения остаются в розеточном состоянии (рис. 144).

В этом опыте выявилось, что при прививках на цветущие растения нейтрального сорта Трапезонд наступает цветение привоев как короткодневного сорта Мамонт в условиях длинного дня, так и длиннодневного сорта Сильвестрис в условиях короткого дня. Эта индукция цветения носит качественный характер, поскольку растения сортов Мамонт и Сильвестрис на неблагоприятной длине дня не цветут. Цветение табака Мамонт и Сильвестрис на неблагоприятной длине дня происходит за счет гормональных веществ, поступающих из цветущих подвоев табака Трапезонд. Таким образом, эти опыты указывают на общность гормонального комплекса флоригена у растений нейтральных и фотопериодически чувствительных видов.

АВТОНОМНЫЙ МЕХАНИЗМ РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ НЕЙТРАЛЬНЫХ ВИДОВ

Механизм регуляции цветения фотопериодически нейтральных видов отличается от механизма регуляции цветения фотопериодически чувствительных видов — короткодневных, длиннодневных, длинно-короткодневных и коротко-длиннодневных, а также от озимых форм, являющихся длиннодневными формами.

Основной формой регуляции цветения фотопериодически чувствительных видов является индуцированный механизм цветения, где существенную роль играет реакция растений на фотопериодическое воздействие, причем основными рецепторными органами фотопериодического воздействия являются листья растения.

Совокупность приведенных экспериментальных данных свидетельствует о том, что механизм регуляции цветения у фотопериодически нейтральных видов не связан с деятельностью листьев как рецепторов фотопериодического воздействия, а определяется физиологическим состоянием живых тканей стебля. Это физиологическое состояние зависит от возрастных изменений, которые и лежат в основе генераторной системы цветения нейтральных видов.

Таким образом, у фотопериодически нейтральных видов доминирует автономный механизм регуляции цветения, который осуществляется во всех органах растений — стеблях, стеблевых почках и листьях, поэтому у них генераторами цветения являются все органы растения, в которых в результате возрастных изменений образуются гормоны обоих компонентов флоригена. Эти гормоны распределяются в соответствии с градиентом цветения

по оси главного стебля. Они в большей мере сосредоточиваются в стеблевых почках верхних ярусов и обуславливают интенсивный рост побегов и образование цветочных органов; в меньшей мере — в стеблевых почках средних и нижних ярусов, где соответственно задерживается рост и цветение побегов.

Автономный механизм регуляции цветения свойствен растениям не только фотопериодически нейтральных видов, но и фотопериодически чувствительных видов. Если иметь в виду фотопериодические группы, то автономный механизм выявляется и у фотопериодически чувствительных — длиннодневных и короткодневных видов, где наблюдается сочетание автономного и индуцированного механизмов регуляции цветения, и еще в меньшей мере у видов с двухступенчатой фотопериодической реакцией — длинно-короткодневных и коротко-длиннодневных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Переход к цветению фотопериодически нейтральных видов не зависит от длины дня. Зацветание нейтральных видов, в том числе табака и махорки, подчинено возрастному контролю цветения и происходит только после прохождения определенных возрастных изменений и достижения цветочной спелости.

Другой особенностью нейтральных видов является ярко выраженный физиологический градиент цветения вдоль стебля, согласно которому быстрее всего зацветают почки, находящиеся в верхней, затем в средней и позже всего в нижней части стебля.

Изучение роли коррелятивного взаимодействия органов в проявлении физиологического градиента цветения показало, что листья и корни не играют решающей роли в создании градиента.

Физиологический градиент цветения определяется различным физиологическим состоянием разных зон стебля. В опытах с прививками, черенкованием, кольцеванием и преодолением полярности было установлено, что различие в цветочно-спелом состоянии коры в узлах разных ярусов основано на коррелятивном взаимодействии между узлами и на полярном передвижении трофических и регуляторных веществ по оси стебля.

Обнаружена корреляция градиента цветения с градиентом биохимических процессов: активностью пероксидазы, полифенолоксидазы, ИУКоксидазы и РНКазы, содержанием РНК и некоторых белков-антигенов, а также с активностью и содержанием фитогормонов — ауксинов, гиббереллинов, цитокининов, абсцизовой кислоты и некоторых фенольных соединений. При изменении градиента цветения с помощью кольцевания и создания обратного градиента цветения меняется противоположным образом и градиент распределения фитогормонов.

Все это показывает, что решающая роль коррелятивных взаимодействий разных зон стебля, определяющая физиологический

градиент цветения, основана, вероятно, на градиентах биохимических процессов по стеблю, в том числе на градиентах распределения фитогормонов.

Значительным явилось доказательство общности гормонального комплекса флоригена у растений нейтральных и фотопериодически чувствительных видов, которое было получено в прививках растений короткодневного табака Мамонт на нейтральный табак Трапезонд в условиях длинного дня и длиннодневного табака Сильвестрис на нейтральный табак Трапезонд в условиях короткого дня, в результате чего привои табаков Мамонт и Сильвестрис цвели в условиях неблагоприятной длины дня за счет гормональных веществ подвоев Трапезонд.

Это тем более важно, что механизмы регуляции цветения фотопериодически чувствительных и нейтральных видов различны — у нейтральных видов доминирует автономный, тогда как у короткодневных и длиннодневных видов равным образом действуют автономный и индуцированный механизмы регуляции цветения растений.

РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ В КАЛЛУСНЫХ КУЛЬТУРАХ

В исследованиях по физиологии цветения растений интенсивно используется метод стерильной культуры стеблевых сегментов, а также формирующихся из них каллусов, который в сочетании с методами изучения целых растений и изолированных стеблевых апексов позволяет получить удобную модель для исследования различных вопросов физиологии и биохимии вегетативного и репродуктивного развития растений.

Начало этому направлению исследований было положено работой Скуга [Skoog, 1944, 1955], обнаружившего спонтанное появление отдельных цветочных почек в культуре сегментов стебля фотопериодически нейтрального табака Висконсин 38. Затем появился ряд работ, проведенных с сегментами как разных видов нейтрального табака, так и длиннодневного цикория, короткодневной свинчатки и других растений [Chouard, Aghion, 1964; Paulet, 1965; Nitsch C., Nitsch J., 1967]. В дальнейшем была предложена интересная модель, представляющая собой кусочки тонких слоев эпидермиса стеблей цветущих растений табака Висконсин 38, которые в стерильной культуре при определенных условиях формируют цветочные почки [Tran Thanh Van, Trinh, 1978].

Таким образом, использование каллусных моделей для изучения большого круга различных вопросов, связанных с проблемой онтогенеза растений, широко вошло в практику научных исследований во многих лабораториях мира.

В целях использования каллусных культур для исследования некоторых вопросов регуляции цветения в нашей лаборатории [Константинова и др., 1969; Аксенова и др., 1972; Чайлахян, 1975] было предпринято изучение способности стеблевых каллусов к регенерации вегетативных и цветочных почек у трех видов табака — фотопериодически нейтрального сорта Трапезонд, длиннодневного Сильвестрис и короткодневного Мериландский Мамонт.

СОХРАНЕНИЕ СТЕБЛЕВЫМИ КАЛЛУСАМИ ТАБАКА ТРАПЕЗОНД ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СПЕЦИФИЧНОСТИ ИСХОДНОГО РАСТЕНИЯ

В опытах с фотопериодически нейтральным табаком Трапезонд материалом для получения каллусов служили цветущие и вегетирующие растения, которые различались по возрасту, по выращивались на одинаковом 18-часовом фотопериоде. Для получения каллусов от цветущих растений брали сегменты центральной оси цветения у взрослых 4–6-месячных растений. Для получения каллусов от вегетирующих растений использовали стеблевые сегменты молодых 2–3-месячных растений.

Техника посадки стеблевых сегментов, среда для культивирования и условия культивирования сегментов и каллусов были следующими. Стеблевые сегменты длиной 5–7 мм помещали в пробирки на агаровую питательную среду Мурасиге и Скуга с добавлением глюкозы (3,5%), мезоинозита (80 мг/л) и тиамина (0,4 мг/л) и выращивали в факторостатной камере при 26° при освещении люминесцентными лампами ЛБ-80. Стеблевые сегменты и каллусы культивировали в условиях длинного дня.

Оказалось, что как и в случае других фотопериодически нейтральных сортов табака, вегетативное или генеративное направление морфогенеза у стеблевых каллусов табака Трапезонд зависит от онтогенетического состояния того растения, которое явилось материалом для получения каллуса.

Каллусы, полученные на стеблевых сегментах, взятых из главной оси соцветия взрослых цветущих растений табака Трапезонд, характеризуются сильно выраженной тенденцией к флоральному морфогенезу и преимущественно (в 85–90% случаев) образуют генеративные почки с развивающимися из них бутонами и цветками (рис. 145, а). Способность к генеративному морфогенезу устойчиво сохраняется при длительном культивировании каллусов вместе с исходным сегментом. При этом на каллусах постепенно формируются все новые бутоны и цветки, общим числом до 30 на один каллус за 7 мес культивирования (рис. 145, б).

В отличие от этого каллусы, полученные на сегментах стеблей молодых вегетирующих растений табака Трапезонд и выращиваемые в тех же условиях культивирования, регенерируют только вегетативные почки и не образуют бутонов (рис. 145, в). Вегетативное направление органогенеза у этих каллусов устойчиво сохраняется в течение длительного культивирования каллусов в различных условиях и при внесении в культуральную среду различных веществ.

Таким образом, было показано, что сегменты стебля от цветущих и вегетирующих растений нейтрального табака Трапезонд отличаются по своему физиологическому состоянию и сохраняют онтогенетические признаки того растения, с которого они были получены.

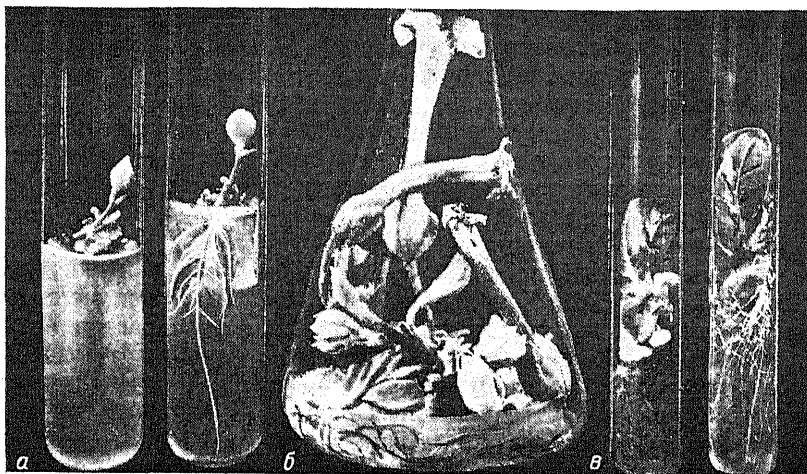


Рис. 145. Морфогенез стеблевых каллусов вегетирующих и цветущих растений табака Трапезонд

Каллусы от цветущих растений: *а* — 1 мес культивирования; *б* — 8 мес культивирования с бутонами и цветками, *в* — каллусы от вегетирующих растений с вегетативными почками и побегами

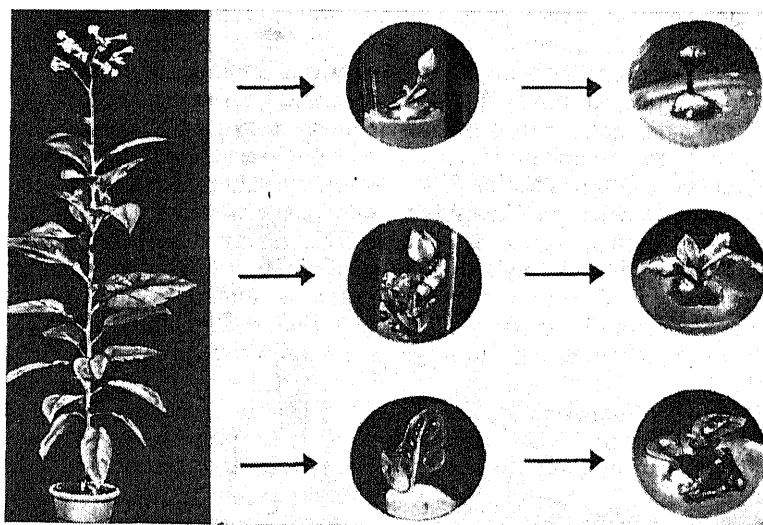


Рис. 146. Физиологический градиент цветения у каллусов из стеблевых сегментов табака Трапезонд

Каллусы из верхнего сегмента образуют цветочные почки, из среднего сегмента цветочные и вегетативные почки, из нижнего сегмента вегетативные почки. Градиент сохраняется и на каллусах, изолированных от стеблевых сегментов

Другим примером сохранения стеблевыми каллусами табака Трапезонд физиологических особенностей целого растения, связанных с регуляцией цветения, является воспроизведение физиологического градиента цветения в культуре *in vitro*.

Как уже было рассмотрено, одной из характерных черт регуляции генеративного развития нейтральных видов табака является физиологический градиент цветения, выражающийся в наиболее быстром зацветании верхних и наиболее медленном развитии нижних почек у интактного растения.

В наших опытах на каллусной модели было показано [Константинова и др., 1969], что стеблевые каллусы, полученные на эксплантатах из разных частей стебля цветущего растения фотопериодически нейтрального вида табака Трапезонд, также обнаруживают разную способность к образованию вегетативных и цветочных почек, соответствующую физиологическому градиенту цветения интактного растения. Так, в культуре *in vitro* оказалось возможным воспроизвести естественный физиологический градиент цветения табака Трапезонд, выявляющийся в том, что каллусы на сегментах, изолированных из нижних междоузлий стебля цветущих растений, образуют только вегетативные почки, из средних — вегетативные и в небольшом числе цветочные, а из верхних междоузлий преимущественно цветочные (рис. 146).

Таким образом, как ранее это было показано для другого сорта нейтрального вида табака Висконсин 38 [Aghion-Prat, 1965], было обнаружено, что у растений табака Трапезонд потенциальная способность тканей сегментов стебля к образованию вегетативных почек или бутонов определяется физиологическим состоянием растений, с которых они берутся, и был получен *in vitro* такой же градиент способности к цветению почек по стеблю, как и у цветущих растений *in vivo* [Константинова и др., 1976].

Сегмент стебля табака Трапезонд, дающий начало стеблевому каллусу в культуре *in vitro*, состоит из разнородных тканей. Представлялось интересным выяснить, с какими именно тканями исходного сегмента связана способность стеблевых каллусов к формированию бутонов. С этой целью изучалась способность отдельных тканей стебля табака Трапезонд к образованию каллусов и полученных каллусов к морфогенезу [Миляева и др., 1972].

Для этого отрезки стебля, взятые из центральной оси соцветия (генеративный вариант) или же из верхней части стебля молодого вегетирующего растения (вегетативный вариант), разрезали поперек и выделяли следующие ткани: кору, включающую флоэму, коровую паренхиму, эпидермальные и другие ткани; ксилему; сердцевинную паренхиму.

Цитологические исследования показали, что все использованные ткани могут образовать каллусы на среде без гормональных индукторов. Однако для усиления органообразовательных процессов в каллусах к среде культивирования были добавлены кинетин (1 мг/л) и α -нафтилуксусная кислота (0,3 мг/л).

Таблица 6

Образование вегетативных и цветочных почек каллусами целых сегментов и отдельных тканей стебля табака Трапезонд

Ткань	Вегетирующее растение, % каллусов с почками		Цветущее растение, % каллусов с почками	
	вегетативными	цветочными	вегетативными	цветочными
Целый сегмент	48	0	68	21
Кора	50	0	100	33
Ксилема	7	0	23	5
Паренхима	26	0	21	2

В табл. 6 видно, что, как и целые сегменты, отдельные ткани стеблей вегетирующих растений в культуре *in vitro* формируют только вегетативные почки. В отличие от этого ткани стебля цветущих растений способны к образованию цветочных почек, однако в различной степени. Наиболее интенсивное формирование цветочных почек наблюдалось у каллусов корового происхождения, тогда как каллусы ксилемы и паренхимы формировали в основном вегетативные почки. По-видимому, именно ткани коры цветущих растений являются носителями тех факторов цветения, которые обуславливают способность к флоральному морфогенезу у стеблевых каллусов, полученных от цветущих растений табака Трапезонд.

До сих пор описывались опыты, в которых *in vitro* культивировались первичные каллусы, не отделенные от исходного эксплантата. В этих опытах оставалось невыясненным, обусловлено ли образование вегетативных почек и бутонов непосредственным влиянием стеблевых сегментов или же сами каллусы, возникающие на этих сегментах, приобретают различную детерминацию к органогенезу почек разного типа.

Для выяснения этого вопроса проводили опыты с пассированием каллусов, полученных на сегментах стебля вегетирующих и цветущих растений табака Трапезонд. При этом важно было сравнить потенциальные способности к органогенезу почек разного типа у каллусов от различных сегментов стебля на среде одного и того же состава. В пассажах каллусов использовали ту же среду, что и для культивирования стеблевых сегментов, но к ней добавляли гидролизат казеина (500 мг/л), кинетин (1 мг/л) и α -нафтилуксусную кислоту (1–0,5 мг/л).

Результаты опытов с каллусами, отделенными от сегментов стебля двух вариантов, представлены на рис. 147. На каллусах, отделенных от сегментов вегетирующих растений, бутоны не образовались ни в одном пассаже. На каллусах, отделенных от сегментов из основной оси соцветия цветущих растений, в пасса-

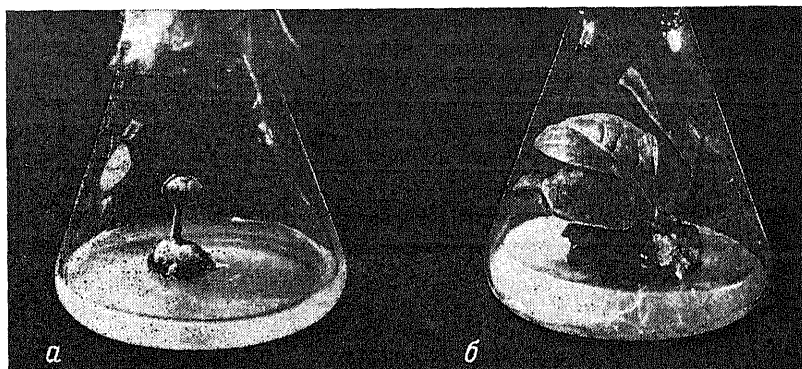


Рис. 147. Морфогенез пассированных стеблевых каллусов растений табака Трапезонд

a — каллус, полученный от цветущего растения, *б* — от вегетирующего

жах образовались бутоны, число которых на отдельных каллусах достигало 6—8. Иногда бутоны были сидячими или на короткой цветоножке без листьев (рис. 147, *a*). Иногда цветоножки начинали вытягиваться в побеги, после чего появлялись корни и формировалось целое растение с 3—5 листьями (рис. 147, *б*). Все образовавшиеся бутоны постепенно распускались в цветки. Образование бутонов и цветков наблюдалось как в I, так и во II пассаже каллусов и даже у отдельных каллусов в III пассаже, хотя общая интенсивность морфогенеза постепенно падала с увеличением числа пассажей. Способность изолированных каллусов к образованию почек не зависела от размеров отсаживаемого каллуса. Так, каллус размером 3 мм³ образовал в I пассаже 8 бутонов, а каллус размером 24 мм³ — всего 1 бутон.

Таким образом, оказалось, что каллусы от сегментов соцветия, как и сами сегменты, обладают потенциальной способностью к образованию бутонов. Следовательно, потенциальная способность тканей сегментов стебля нейтрального вида табака Трапезонд к образованию вегетативных почек или бутонов в зависимости от вегетативного или генеративного состояния растений, с которых они взяты, передается возникающим на них каллусам и сохраняется в первых трех пассажах каллусов. Отсюда следует, что не только сегменты стебля цветущих и вегетирующих растений, но и возникающие на них каллусы являются тканями, у которых детерминировано генеративное направление морфогенеза. Эта детерминация появляется в ходе развития исходного целостного растения и сохраняется у стеблевых сегментов и образующихся из них каллусов в культуре *in vitro*.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ НА МОРФОГЕНЕЗ СТЕБЛЕВЫХ КАЛЛУСОВ ТАБАКА ТРАПЕЗОНД

Как было показано в предыдущем разделе главы, стеблевые каллусы цветущих растений табака Трапезонд обладают потенциальной способностью к формированию цветочных почек *in vitro*. Вместе с тем выяснилось, что для реализации этой способности требуются вполне определенные условия. Среди этих условий наиболее важными являются характер углеводного питания, условия освещения, а также содержание и соотношение фитогормонов в среде культивирования. Особенно существенно то, что эти же условия являются важными также и для регуляции цветения целых растений *in vivo*. Поэтому исследование закономерностей реализации флорального морфогенеза на примере каллусных культур приобретает дополнительный интерес.

В опытах по изучению влияния содержания глюкозы в среде культивирования на морфогенез вегетативных и цветочных почек были использованы стеблевые каллусы как от цветущих, так и вегетирующих растений фотопериодически нейтрального табака Трапезонд [Константинова и др., 1972; Аксенова и др., 1984]. Выяснилось, что соотношение генеративного и вегетативного морфогенеза у стеблевых каллусов цветущих растений легко сдвигается при изменении условий культивирования и прежде всего при варьировании концентрации глюкозы в среде. Как видно из данных табл. 7, при концентрации глюкозы в среде 0,7% полностью подавляется образование бутонов на стеблевых каллусах цветущих растений и на них образуются только вегетативные почки. При концентрации глюкозы 1,5% у небольшого числа каллусов образовались бутоны, а при концентрации 3,5% наблюда-

Таблица 7

Влияние концентрации глюкозы в среде на морфогенез стеблевых каллусов цветущих и вегетирующих растений

Содержание глюкозы в среде, %	Каллусы от цветущих растений			Каллусы от вегетирующих растений		
	общее число сегментов	в том числе		общее число сегментов	в том числе	
		с вегетативными почками	с бутонами		с вегетативными почками	с бутонами
0,7	20	20 (100%)	0	20	20	0
1,5	20	16 (80%)	4 (20%)	18	18	0
3,5	30	9 (30%)	21 (70%)	28	28	0
4,5	50	10 (20%)	40 (80%)	23	23	0
5,5	51	9 (17%)	42 (83%)	20	20	0
6,5	55	9 (16%)	46 (84%)	19	19	0

лось явное преобладание каллусов с бутонами. Дальнейшее повышение концентрации глюкозы в среде до 4,5—6,5% еще больше стимулировало образование бутонов на каллусах.

В отличие от стеблевых каллусов цветущих растений стеблевые каллусы вегетирующих растений обладают способностью к образованию только вегетативных почек, причем это состояние у них очень стабильно и не меняется при изменении концентрации глюкозы в среде культивирования. Как видно из табл. 7, даже при высоких концентрациях глюкозы стеблевые каллусы вегетирующих растений образуют только вегетативные почки и ни в одном случае не образуют бутоны.

В целом в этих опытах на примере каллусных культур фотопериодически нейтрального табака Трапезонд показано, что для образования цветочных почек стеблевыми каллусами цветущих растений необходима значительно более высокая концентрация глюкозы в среде культивирования, чем для формирования вегетативных почек.

Еще Клебс [Klebs, 1918] выдвинул представление о необходимости относительно высокого уровня сахаров для перехода растений к цветению, хотя в дальнейшем было установлено, что это верно не для всех видов [Чайлахян, 1945б]. Особенно важен высокий уровень углеводного питания для цветения фотопериодически нейтральных видов [Kraus, Kraubill, 1918; Мопков, 1966]. Стимулирующее действие повышения концентрации сахаров в среде на образование цветочных почек вместо вегетативных обнаружено как на стеблевых сегментах целого ряда видов [Aghion-Prat, 1965; Nitsch C., Nitsch J., 1967; Paulet, Nitsch, 1964; Paulet, 1965; Margara, 1969], так и на интактных растениях в опытах *in vitro* [Steinberg, 1950; Takimoto, 1960; Kimura, 1964].

По всей вероятности, в механизме регуляции репродуктивного морфогенеза с помощью углеводов у растений *in vivo* и у каллусных тканей и сегментов в стерильной культуре есть черты сходства. Так, в опытах с табаком Висконтин 38 [Nicolas-Prat, Ebrahim-Zaden, 1968] наблюдалось повышение утилизации сахаров как в верхушках стеблей интактных растений, так и в сегментах соцветий в культуре к моменту заложения у них бутонов, т. е. в связи с репродуктивным морфогенезом.

Согласно литературным данным [Schaeverbeke-Sacre, 1970; Nicolas-Prat, Ebrahim-Zaden, 1968], поглощение сахаров из среды культивирования стимулируется светом. Одновременно свет стимулирует появление бутонов на каллусах ряда видов [Aghion-Prat, 1965; Nicolas-Prat, Ebrahim-Zaden, 1968; Nicolas-Prat, 1969; Konar, Nataraja, 1969].

В связи с этим в нашей лаборатории изучали влияние света высокой (11 000 лк) и низкой (1000 лк) интенсивности на фоне разной концентрации глюкозы на морфогенез стеблевых каллусов от цветущих растений табака Трапезонд (табл. 8).

Проведенные опыты показали, что бутоны на стеблевых каллусах цветущих растений табака Трапезонд образовывались на

достаточно интенсивном свете. На свету низкой интенсивности даже при относительно высоком (3,5%) содержании глюкозы в среде на каллусах были только вегетативные почки. Вполне возможно, что свет высокой интенсивности стимулирует генеративный морфогенез каллусов не только через улучшение условий углеводного питания, но и еще каким-то иным путем, вероятно, через регуляторные системы фотоморфогенеза или же через влияние на эндогенный баланс фитогормонов.

Для регуляции морфогенетических процессов у каллусных культур фитогормоны являются не менее действенным фактором, чем для регуляции вегетативного и флорального морфогенеза у целых растений. Из опытов Скуга и Миллера [Skoog, Miller,

Таблица 8

Влияние интенсивности света при разной концентрации глюкозы в среде на морфогенез стеблевых каллусов цветущих растений табака Трапезонд

Интенсивность освещения, лк	Содержание глюкозы в среде, %	Каллусы с почками, %	
		вегетативными	цветочными
11 000	0,7	100	0
	1,5	80	20
	3,5	28	72
1000	0,7	31	0
	1,5	100	0
	3,5	100	0
1000, 3 ч в сут	0,7	0	0
	1,5	50	0
	3,5	100	0

1957] и ряда последующих работ следует, что соотношение двух групп фитогормонов — ауксинов и цитокининов — играет существенную роль в регуляции направления и интенсивности морфогенеза растений в стерильной культуре.

Опыты по изучению влияния ИУК и кинетина на морфогенез стеблевых каллусов табака Трапезонд показали [Аксенова и др., 1974; Баврина и др., 1978; Константинова и др., 1978], что для интенсивного новообразования почек у стеблевых эксплантатов от цветущих растений необходимы оба фитогормона — ИУК и кинетин. Одновременное их присутствие в культуральной среде стимулирует образование почек по сравнению с вариантами, в которых присутствует только один из фитогормонов. При этом (рис. 148, а, б) максимальное количество цветочных почек формируется у каллусов от цветущих растений при относительно низком содержании ауксина (0,1 мг/л ИУК) и одновременно при более высоком содержании кинетина (1 мг/л). Следовательно, на фоне

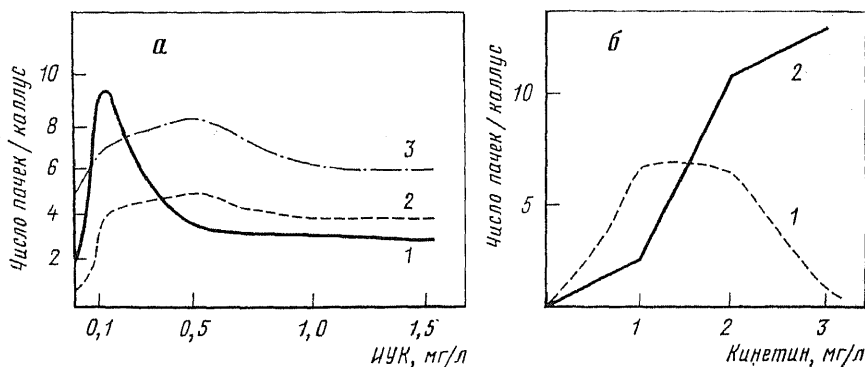


Рис. 148. Зависимость образования вегетативных и цветочных почек от концентрации и соотношения фитогормонов в среде культивирования у стеблевых каллусов табака Трапезонд

а — различная концентрация ИУК на фоне 1 мг/л кинетина; б — различная концентрация кинетина на фоне 0,1 мг/л ИУК; 1 — цветочные и 2 — вегетативные почки у каллусов от цветущих растений; 3 — вегетативные почки у каллусов от вегетирующих растений

низких концентраций фитогормонов 10-кратное преобладание в среде цитокининов над ауксинами способствует флоральному морфогенезу у каллусов стеблей цветущих растений. Это соответствует данным о стимулирующем влиянии кинетина на генеративное развитие ряда растений, полученным некоторыми авторами [Чайлахян, Бутенко, 1959; Anand, Maheshwary, 1966; Bernier et al., 1977]. Вместе с тем при дальнейшем повышении содержания кинетина в культуральной среде до 3 мг/л происходит заметное усиление новообразования вегетативных почек и снижение числа цветочных почек (рис. 148, б). Стимуляция вегетативного и торможение генеративного пути морфогенеза под влиянием высоких доз цитокининов отмечалось также и в работах с другими видами растений — как короткодневными, так и длиннодневными [Miginias, 1978; Krekule, Pavlova, 1980].

На рис. 147 видно, что фитогормоны оказывают влияние также и на новообразование вегетативных почек у каллусов от вегетирующих растений. При этом содержание ИУК в среде культивирования оказало более слабое влияние, чем на каллусы от цветущих растений. Формирование вегетативных почек у стеблевых каллусов от вегетирующих растений происходит достаточно активно без добавления ИУК в культуральную среду. По-видимому, в стеблях вегетирующих растений эндогенное содержание ауксинов высоко и обеспечивает процесс новообразования вегетативных почек на их каллусах. Эти опыты показали также, что каллусы, полученные от вегетирующих растений, в противоположность каллусам от цветущих экземпляров устойчиво образуют только вегетативные почки и не формируют цветочные почки

при самых различных концентрациях и соотношениях ауксина и кинетина в среде культивирования.

В целом изучение влияния различных условий культивирования — изменения концентрации глюкозы и фитогормонов в среде, интенсивности освещения и других — показало, что стеблевые каллусы цветущих и вегетирующих растений табака Трапезонд отличаются не только по характеру, но и по лабильности своих морфогенетических способностей.

У каллусов от вегетирующих растений прочно детерминирована способность к вегетативному морфогенезу, и при варьировании условий опытов у них образуются только вегетативные почки и побеги. В отличие от этого каллусы, полученные на сегментах соцветия цветущих растений, потенциально способны к морфогенезу двух типов: наряду с бутонами и цветками они могут давать и вегетативные почки.

Соотношение этих двух типов морфогенеза у стеблевых каллусов цветущих растений легко сдвигается в ту или иную сторону под влиянием эндогенных и экзогенных факторов. При этом реализации флорального морфогенеза способствуют высокая концентрация глюкозы, высокая интенсивность света и преобладание кинетина в среде культивирования, тогда как факторами, способствующими реализации вегетативного морфогенеза у стеблевых каллусов цветущих растений, являются низкое содержание глюкозы, более низкая интенсивность света и повышенная концентрация ауксина в культуральной среде (рис. 149).

Вероятно, различная ответная реакция морфогенеза стеблевых каллусов от цветущих и вегетирующих растений фотоперио-

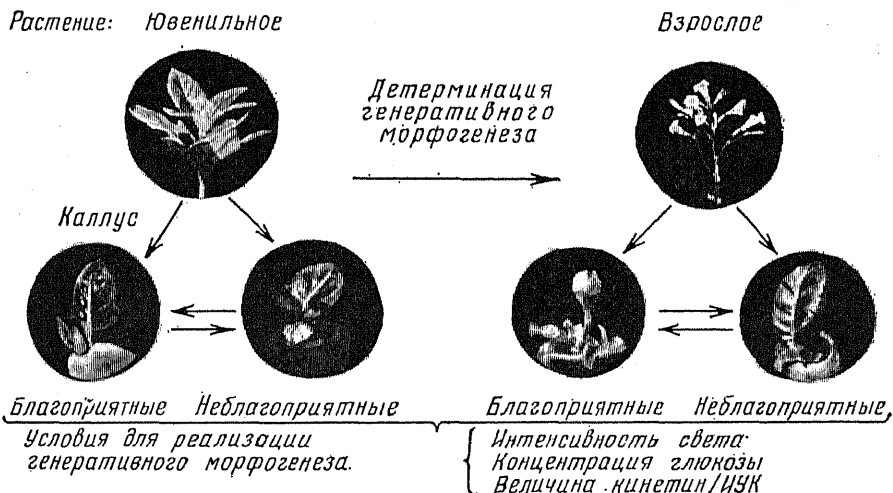


Рис. 149. Каллусная модель цветения растений

Каллусы из стеблевых сегментов ювенильных растений табака Трапезонд — вегетативные, из стеблевых сегментов цветущих растений — генеративные

дически нейтрального табака Трапезонд на интенсивность света, концентрацию глюкозы и фитогормонов в среде обусловлена разной компетенцией этих каллусов. По-видимому, благоприятные условия культивирования могут стимулировать генеративный морфогенез только у каллусов, у которых деблокирована генетическая программа генеративного развития, т. е. у каллусов от цветущих растений.

ВОЗРАСТНАЯ ИНДУКЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ В КУЛЬТУРЕ У ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИ НЕЙТРАЛЬНОГО ТАБАКА ТРАПЕЗОНД

Фотопериодически нейтральный табак Трапезонд зацветает на любой длине дня и, согласно нашему представлению [Чайлахян, 1975], обладает автономным от длины дня механизмом регуляции цветения. Цветение этого табака в основном зависит от возраста растений и обычно наступает через 3—4 мес после прорастания семян и образования растением 25—35 листьев. Зацветание табака Трапезонд в результате последовательного прохождения возрастных изменений можно рассматривать как возрастную индукцию цветения.

В нашей лаборатории на примере растений табака Трапезонд была прослежена зависимость возрастных изменений, приводящих к цветению, от целостности растительного организма [Константинова и др., 1986]. Для этого использовали как целые растения табака *in vivo*, так и стеблевые каллусы и растения-регенеранты, полученные из образовавшихся на каллусах почек в культуре *in vitro*. Особое внимание было обращено на вопрос о возможности прохождения заново возрастной индукции цветения в стерильной культуре.

Исходным объектом служили молодые вегетирующие растения табака Трапезонд (рис. 150, а). Прежде всего была сделана попытка вызвать флоральный морфогенез *in vitro* при длительном культивировании стеблевых эксплантатов, полученных от молодых вегетирующих растений (рис. 150, б). Для этого стеблевые каллусы от вегетирующих растений культивировали больше года при периодическом удалении во время пересадок всех возникающих почек (рис. 150, в, д). Все появившиеся в течение этого периода почки оказались вегетативными. В вегетативном состоянии находились также растения-регенеранты, полученные от эксплантата в конце культивирования (рис. 150, ж). Следовательно, возрастные изменения, ведущие к цветению растений *in vivo*, не произошли при длительном культивировании стеблевых эксплантатов и каллусов *in vitro*.

В отличие от этого при культивировании в пробирках растений-регенерантов, полученных из сформировавшихся на эксплантатах почек (рис. 150, з), через 6 мес наблюдалось цветение этих регенерантов *in vitro* (рис. 150, е, з). При этом у регенерантов за время культивирования в сумме образовалось около 30—

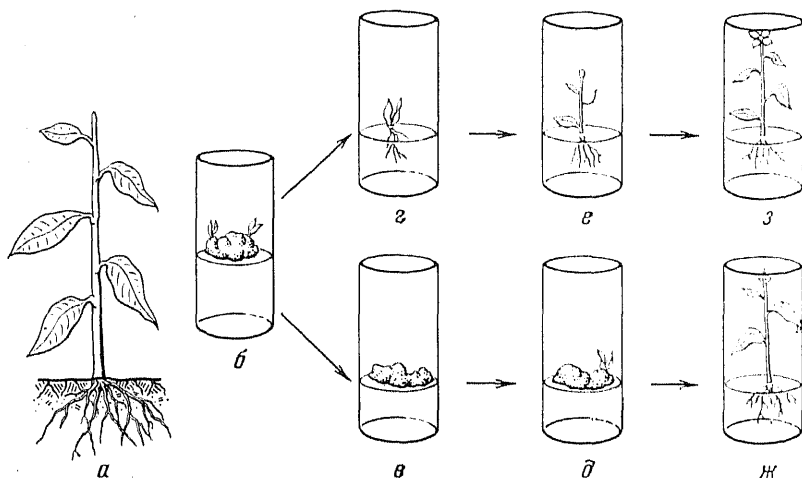


Рис. 150. Возрастная индукция цветения у фотопериодически нейтрального табака Трапезонд в культуре *in vitro*

а — исходное вегетирующее растение; б — стеблевой каллус из вегетирующего растения; в, г — длительное культивирование стеблевого каллуса; жс — растение-регенерант, вегетирует; г, е, з — культивирование регенеранта в течение 6 мес, регенерант зацветает

35 листьев до появления первого цветка, что в общем соответствует числу листьев до цветения у растений *in vivo*, полученных из семян.

Проведенные опыты показали, что возрастная индукция цветения может осуществляться в культуре *in vitro*, однако необходимым условием для этого является достаточная степень целостности культивируемых растений.

МОРФОГЕНЕЗ СТЕБЛЕВЫХ КАЛЛУСОВ У ТАБАКОВ, ПРИНАДЛЕЖАЩИХ К РАЗЛИЧНЫМ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИМ ГРУППАМ

На примере стеблевых каллусов фотопериодически нейтрального табака Трапезонд мы разобрали возможность воспроизведения в каллусной культуре последовательных изменений регуляции репродуктивного развития в онтогенезе одного и того же растения. Рассмотрим теперь возможность сравнения на каллусной модели различных биотипов развития, свойственных разным видам растений.

С этой целью были проведены опыты, в которых сопоставлялась способность к морфогенезу вегетативных почек и бутонов у стеблевых каллусов трех сортов табака, различающихся по фотопериодической реакции цветения: у нейтрального сорта Трапезонд, короткодневного сорта Мерилендский Мамонт и длиннодневного вида Сильвестрис [Баврина и др., 1973; Константинова и др., 1976].

Регуляция цветения у этих трех табаков имеет как общие, так и отличительные черты. Общим является возрастной контроль цветения — растения всех трех сортов зацветают (в условиях наших опытов) не ранее чем по достижении 3—4-месячного возраста. Отличительной чертой является отсутствие у табака Трапезонд и наличие у табаков Сильвестрис и Мамонт фотопериодического контроля цветения.

В опытах с табаком Трапезонд для получения стеблевых каллусов использовали сегменты стебля из центральной оси соцветия цветущих растений и из верхней части стебля молодых вегетирующих растений, выращенных на 18-часовом длинном дне. В опытах с табаками Сильвестрис и Мамонт использовали цветущие и вегетирующие растения, которые имели одинаковый возраст, но выращивались на разной длине дня — коротком (КД) 10-часовом или же длинном (ДД) 18-часовом днях. Каллусы от цветущих растений получали на сегментах центральной оси соцветия табака Мамонт, находящегося на коротком дне, и табака Сильвестрис, выращенного на коротком дне и получившего неполную индукцию длинным днем. Такие не полностью индуцированные растения имели короткий стебель без бутонов. Стеблевые сегменты и каллусы табака Трапезонд культивировали в условиях длинного дня, а сегменты и каллусы фотопериодически чувствительных табаков — в условиях как короткого, так и длинного дня. Среда культивирования и другие условия были благоприятными для новообразования *in vitro* цветочных почек. Результаты показаны в табл. 9.

Как и в предыдущих опытах, онтогенетическое состояние молодых вегетирующих и взрослых цветущих растений фотопериодически нейтрального табака Трапезонд передается стеблевым каллусам и проявляется у них в различной способности к морфогенезу вегетативных почек и бутонов.

В противоположность этому каллусы, полученные от цветущих и вегетирующих растений табаков Сильвестрис и Мамонт, образуют в условиях стерильной культуры только вегетативные почки. Следовательно, различия между вегетативным и генеративным состояниями исходных растений короткодневного и длиннодневного видов табака не передаются стеблевым каллусам и не сохраняются в культуре *in vitro*. По-видимому, сам процесс регуляции цветения имеет глубокие отличия у фотопериодически нейтрального табака Трапезонд по сравнению с фотопериодически чувствительными табаками Сильвестрис и Мамонт.

Об этом же говорит и сопоставление морфогенеза стеблевых каллусов, полученных из разных участков стебля, у нейтрального, длиннодневного и короткодневного табаков. Как было рассмотрено выше, стеблевые каллусы из верхней части стебля цветущих растений табака Трапезонд формируют значительно больше цветочных почек, чем каллусы из нижней части, что соответствует физиологическому градиенту цветения нейтральных форм табака.

В отличие от этого физиологический градиент способности к цветению у каллусов длиннодневного табака Сильвестрис и короткодневного Мамонт не выражен, и каллусы из любой части стебля растений этих видов формируют в культуре только вегетативные почки. Это еще раз подчеркивает существование значительных физиологических отличий в регуляции цветения у фотопериодически нейтральных и фотопериодически чувствительных растений табака.

В целях более подробного сопоставления регуляции образования вегетативных и цветочных почек у каллусных культур, полученных от растений табаков, относящихся к различным био-

Таблица 9

Образование бутонов и вегетативных почек у стеблевых каллусов трех видов табака при культивировании на разной длине дня

Сорт табака	Сегмент растения	Длина дня	Количество каллусов, (%)	
			с вегетативными почками	с бутонами
Трапезонд	Цветущего	ДД	8	32
	Вегетативного	ДД	30	0
Сильвестрис	Цветущего	ДД	30	0
	»	КД	30	0
	Вегетативного	ДД	27	0
	»	КД	25	0
Мамонт	Цветущего	ДД	40	0
	»	КД	28	0
	Вегетативного	ДД	30	0
	»	КД	30	0

типам развития, было предпринято сравнительное изучение морфогенеза каллусов стеблевого и листового происхождения у фотопериодически нейтрального табака сорта Трапезонд и длиннодневного сорта Сильвестрис [Чайлахян и др., 1977]. В опыты брали эксплантаты листьев и стеблей, взятых с цветущих и вегетирующих растений.

Результаты опытов с каллусами фотопериодически нейтрального табака Трапезонд представлены на рис. 151. Оказалось, что листовые каллусы от цветущих и вегетирующих растений, как и стеблевые, способны к образованию вегетативных почек. Введение кинетина и ауксина в среду культивирования значительно усилило образование вегетативных почек у эксплантатов обоих типов.

Кроме того, выяснилось, что у нейтрального табака Трапезонд образование цветочных почек идет не только на стеблевых, но и на листовых каллусах (рис. 151). При этом к образованию

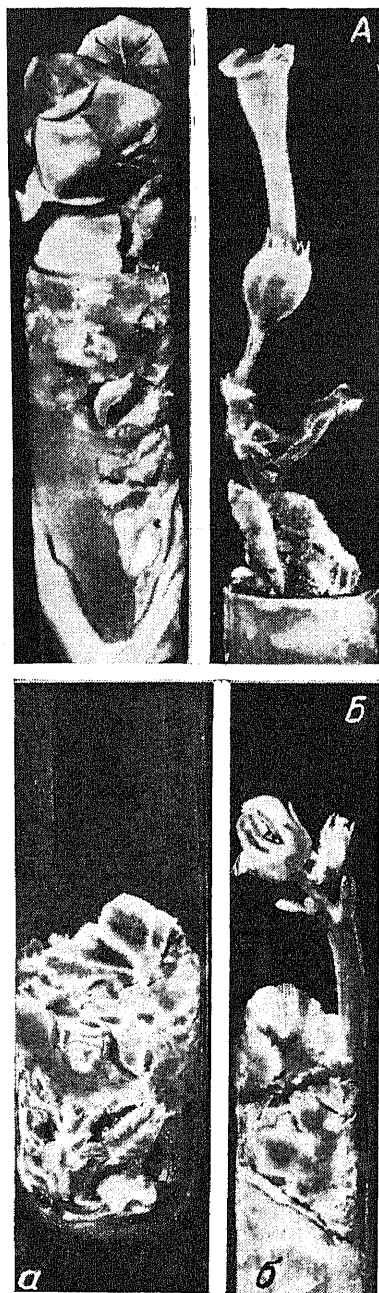


Рис. 151. Морфогенез стеблевых (А) и листовых (Б) каллусов, полученных от цветущих (б) и вегетирующих (а) растений нейтрального табака сорта Трапезонд на среде с фитогормонами (кинетин 1 мг/л и ИУК 0,1 мг/л)

цветочных почек способны только те листовые каллусы, которые были получены от цветущих растений. Однако у листовых каллусов способность к образованию цветочных почек выражена в значительно меньшей мере, чем у стеблевых каллусов: она проявляется лишь у отдельных эксплантатов. Данные опытов с каллусами длиннодневного табака Сильвестрис приведены на рис. 152. Как выяснилось, у этих растений листовые каллусы, подобно стеблевым, способны к регенерации вегетативных почек, и эта способность повышается при введении в среду фитогормонов (кинетина и ауксина). Вместе с тем листовые каллусы как с цветущих, так и вегетирующих растений формировали только вегетативные почки.

В дальнейшем выяснилось, что регенеранты, возникшие на листовых каллусах от цветущих на длинном дне растений табака Сильвестрис, образовали стебли и были крупнее в размерах по сравнению с регенерантами, возникшими на листовых каллусах от вегетирующих на коротком дне растений (рис. 152, Б: в, г). Такого различия между регенерантами на стеблевых каллусах не наблюдалось. Поскольку образование стебля у растений розеточного длиннодневного вида табака Сильвестрис является первой фазой перехода к генеративному развитию, постольку можно говорить о большей тенденции к генеративному морфогенезу у стеблевых

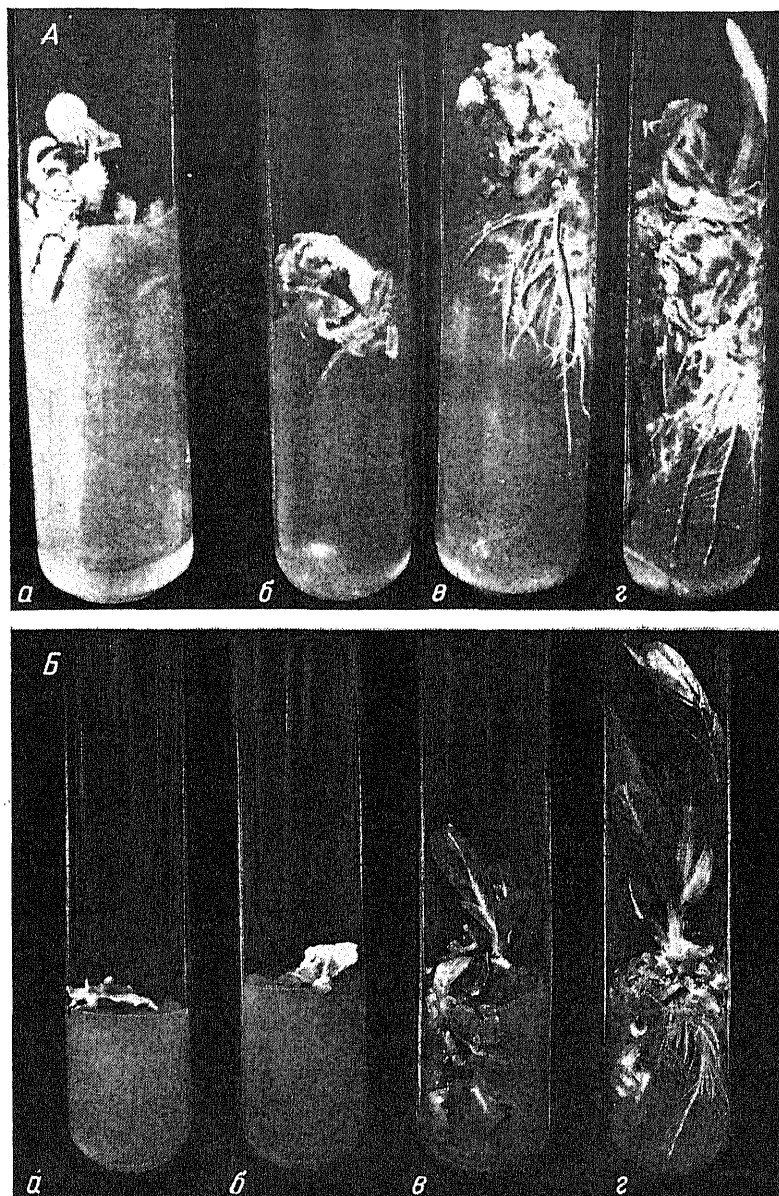


Рис. 152. Морфогенез стеблевых (А) и листовых (Б) каллусов, полученных от вегетирующих (а, б) и цветущих (в, г) растений длиннодневного табака сорта Сильвестрис

а, б — среда без фитогормонов; в, г — с фитогормонами (кинетин 1 мг/л и ИУК 0,1 мг/л)

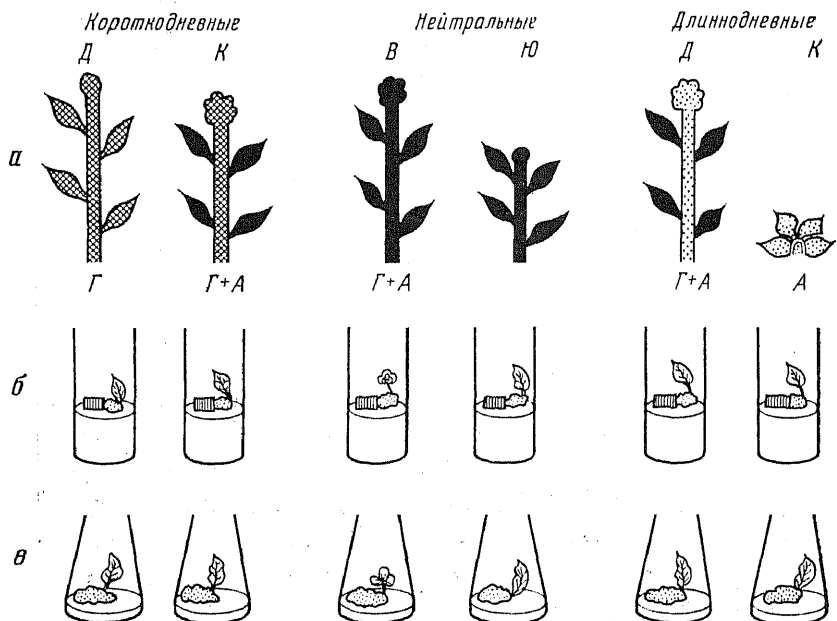


Рис. 153. Сочетание результатов изучения процессов фотопериодической регуляции на листовой модели и процессов автономной регуляции на каллусной модели цветения

а — образование гиббереллинов и антезинов у растений разных фотопериодических групп, *б* — морфогенез первичных каллусов, *в* — морфогенез пассивированных каллусов

каллусов фотопериодически нейтрального табака сорта Трапезонд и у листовых каллусов фотопериодически чувствительного табака сорта Сильвестрис.

В целом изучение особенностей морфогенеза стеблевых каллусов растений разных биотипов выявило существование заметных различий в механизмах регуляции цветения нейтральных и фотопериодически чувствительных (длиннодневных и короткодневных) видов.

Наиболее поразительным оказалось то обстоятельство, что способность к флоральному морфогенезу наблюдалась только у фотопериодически нейтральных сортов табака.

Отсутствие формирования цветочных органов на каллусах, взятых с цветущих растений длиннодневного и короткодневного сортов, находит объяснение в свете представлений об автономной и индуцированной (фотопериодической) регуляции цветения (рис. 153) [Чайлахян, 1975]. Согласно этому представлению все компоненты гормонального комплекса цветения — гибберелли-

ны и антезины — у фотопериодически нейтральных сортов образуются независимо от длины дня и присутствуют во всех клетках растения, в том числе в стеблях и стеблевых почках. Вероятно, стабилизация генетической программы цветения и в стеблевых почках табака Трапезонд, и в клетках стеблевых каллусов происходит автономно и не требует повторной индукции веществами, образующимися в других органах растения.

В отличие от этого у фотопериодически чувствительных сортов регуляция морфогенеза стеблевых почек непосредственно зависит от биосинтеза гормональных веществ, происходящего в листьях растений. По-видимому, у сортов табака Сильвестрис и Мамонт фотопериодически индуцированное состояние исходных цветущих растений нестабильно и не сохраняется в каллусной культуре. Поэтому для инициации цветения у почек, формирующихся на каллусах, вновь необходима индукция цветения с помощью активных веществ, образующихся в листьях взрослых растений в условиях благоприятной длины дня, — антезинов для сорта Мамонт и гиббереллинов для сорта Сильвестрис.

Каллусы из отрезков стеблей нейтрального вида Трапезонд обладают эндогенной способностью к образованию обоих компонентов флоригена, тогда как каллусы с цветущих растений короткодневного Мамонта обладают такой же способностью только в отношении гиббереллинов, а с цветущих растений длиннодневного Сильвестриса — только в отношении антезинов. Стеблевые отрезки фотопериодически чувствительных видов, даже взятые с верхних ярусов, не обладают способностью образовать обе группы гормонов цветения.

Таким образом, каллусная модель является ярким примером различий автономного и индуцированного механизмов регуляции цветения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог работам, проведенным с каллусной моделью цветения, можно отметить следующее. Эта модель, разработанная на 3 сортах табака, представляет собой несколько типов стеблевых каллусов, различающихся по способности к формированию вегетативных почек или цветков и отражающих процессы, проходящие в стеблевых почках вегетирующих и цветущих растений. Их можно использовать для изучения ряда вопросов регуляции перехода растений от вегетативного состояния к цветению, в частности для исследования механизмов возрастной и фотопериодической регуляции цветения.

Стеблевые каллусы, сохраняющие в культуре возрастное состояние растений, были получены от вегетирующих и цветущих растений фотопериодически нейтрального табака Трапезонд. Соответственно онтогенетическому состоянию исходных растений у каллусов от вегетирующих растений прочно детерминиро-

вано вегетативное, а у каллусов от цветущих растений — преимущественно генеративное направление морфогенеза.

Каллусные культуры, полученные от цветущих растений табака Трапезонд, позволяют исследовать *in vitro* такие факторы реализации флорального морфогенеза, как содержание глюкозы (трофические факторы), концентрацию и соотношение фитогормонов в культуральной среде (гормональные факторы), а также другие условия культивирования. Кроме того, на примере стеблевых каллусов цветущих растений фотопериодически нейтрального табака Трапезонд и фотопериодически чувствительных табаков Сильвестрис и Мамонт показана принципиальная возможность моделировать в культуре *in vitro* черты различий в биотипах развития отдельных видов.

Изучение сущности различий автономного и индуцированного механизмов развития составляет еще одно направление использования каллусной модели для исследования регуляции цветения.

АВТОНОМНАЯ И ИНДУЦИРОВАННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ГИПОТЕЗА КОМПЛЕМЕНТАРНОГО БИКОМПОНЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ФЛОРИГЕНА

Гипотеза флоригена в своем первоначальном виде возникла в 1937 г. на основе экспериментальных данных, полученных в опытах по фотопериодизму, а также на прививках вегетирующих и цветущих растений. Представление о бикомпонентности комплекса флоригена, выдвинутое в 1958 г., явилось следующим этапом в развитии этой гипотезы. Оно создавалось после открытия гиббереллинов на основе тех новых материалов, которые были получены при испытании влияния нового класса фитогормонов — гиббереллинов на цветение растений различных фотопериодических групп.

Гипотеза комплементарного бикомпонентного комплекса флоригена, созданная в 1975 г., явилась следующим этапом развития теории гормональной регуляции цветения и возникла на основе материалов, полученных в опытах с растениями различных биотипов и после выявления двух механизмов регуляции цветения — автономного и индуцированного.

АВТОНОМНАЯ И ИНДУЦИРОВАННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ

После капитальных исследований Клебса [Klebs, 1913] по влиянию факторов внешней среды на различные формы размножения растений и знаменательных опытов Гасснера и Блау [Gassner, 1918; Blaauw, 1980] по термопериодизму, после открытия фотопериодизма Гарнером и Аллардом [Garner, Allard, 1920] на протяжении первой половины текущего столетия в учении об онтогенезе растений доминировала идея об определяющей роли факторов внешней среды и опасно поглядывали на все, что можно было отождествлять с автогенезом. Однако в связи с дальнейшими исследованиями все большее значение стала приобретать идея об определяющей роли возрастных изменений, нашедшая яркое выражение в циклической теории

старения и омоложения растений Кренке [1940], о роли гормональных факторов в теории тропизмов Холодного [1928] и Вента [Went, 1938], в целом о роли внутренних факторов развития растений, выступивших на первый план после блестящего открытия структурной и биохимической природы аппарата наследственности.

Обе эти идеи основаны на крепком фундаменте обширных экспериментальных исследований и полностью сохраняют свое значение. Однако в силу того, что для исследований в этих двух направлениях брали различные по своей природе объекты — виды, прошедшие эволюцию и произрастающие в различных экологических условиях, эти направления развивались самостоятельно, не проявляя каких-либо тенденций к сближению.

Объединение этих двух направлений и поиски общих закономерностей цветения растительных видов, прошедших различные пути эволюционного развития и выработавших различные приспособительные реакции к условиям внешней среды, привели к представлению об автономной и индуцированной регуляции цветения.

Построение общих схем регуляции цветения растений различных биотипов привело к представлению о наличии двух механизмов регуляции цветения — автономном и индуцированном [Чайлахян, 1971]. В обоих случаях зацветание растений регулируется через внутреннюю наследственную программу, но различие заключается в том, что автономный механизм представляет собой генетический контроль цветения, относительно независимый от длины дня и других факторов внешней среды и осуществляемый во всех органах растений — стеблях, стеблевых почках и листьях; индуцированный механизм — это также генетический контроль цветения, но тесно связанный с факторами внешней среды, в данном случае с длиной дня, и осуществляемый в листьях как рецепторных органах.

Растения фотопериодически нейтральных видов цветут как на длинном, так и на коротком дне, т. е. в их зацветании играет существенную роль не фотопериодически индуцированный, а автономный механизм регуляции цветения. Зацветание этих видов зависит от возраста и подчинено явлению физиологического градиента. Это было изучено нами на модельных растениях двух фотопериодически нейтральных видов растений — махорки и табака сорта Трапезонд.

В регуляции цветения фотопериодически чувствительных видов — длиннопдневных и короткодневных — в большей мере проявляется индуцированный механизм, когда существенную роль приобретают реакции на изменения длины дня. В связи с этим у длиннопдневных и короткодневных видов зацветание в меньшей мере обусловливается физиологическим градиентом цветения, так как цветение побегов независимо от их расположения по главной оси стебля целиком зависит от фотопериодически индуцированных листьев.

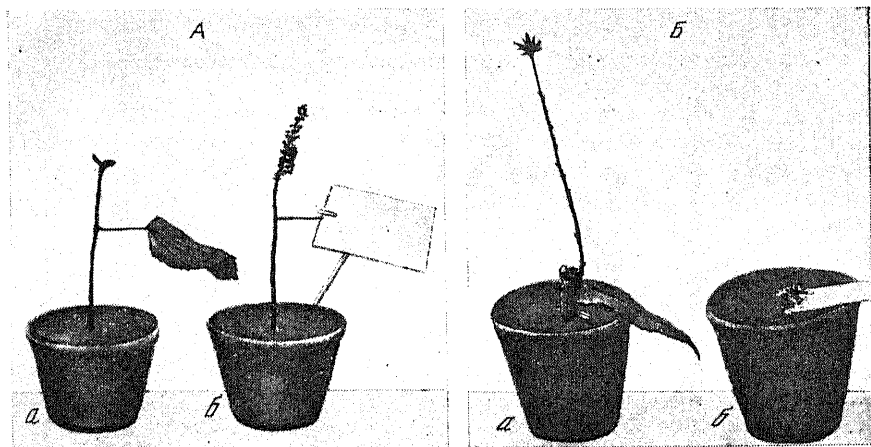


Рис. 154. Роль листьев в процессе фотопериодической индукции у фотопериодически чувствительных видов

А — короткодневный вид — перилла красная; Б — длиннодневный вид — рудбекия;
а — лист в условиях длинного дня; б — лист в условиях короткого дня

В наиболее простых моделях фотопериодической индукции у короткодневного вида — периллы красной и длиннодневного вида — рудбекии в листьях осуществляется синтез различных гормонов: у периллы на коротком дне идет образование веществ типа антезинов, у рудбекии на длинном дне — образование гибберелинов (рис. 154).

А поскольку в обоих случаях эффект одинаков, т. е. начинается образование цветочных органов, то следует признать, что гормоны другой группы у этих растений, т. е. гиббереллины у периллы и вещества типа антезинов у рудбекии, постоянно имеются во всех органах, в том числе и в стеблевых почках, и их образование зависит не от длины дня, а обуславливается автономным механизмом считывания генетической информации. Таким образом, следует признать, что если у фотопериодически нейтральных видов мы видим проявление лишь автономного механизма регуляции цветения, то у длиннодневных и короткодневных видов налицо проявление и автономного, и индуцированного механизмов регуляции цветения (рис. 155).

Наиболее рельефно индуцированный механизм регуляции цветения проявляется у всех видов с двухступенчатой фотопериодической реакцией — длинно-короткодневных и коротко-длиннодневных. Растения этих видов не цветут, находясь все время только на длинном или только на коротком дне, а зацветают лишь при смене длины дня — длинно-короткодневные после экспозиции сначала на длинном, а потом на коротком дне, и коротко-длиннодневные после экспозиции сначала на коротком, а потом на длинном дне (рис. 156).

Короткодневный Нейтральный Длиннодневный

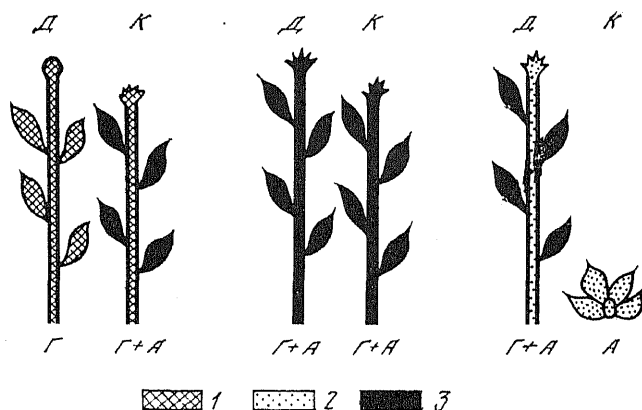


Рис. 155. Автономный и индуцированный механизмы регуляции цветения нейтральных, короткодневных и длиннодневных видов (1975 г.)

1 — гиббереллины — гормоны, необходимые для образования стеблей; 2 — антезины — гормоны, необходимые для образования цветков; 3 — флориген — гиббереллины+антезины, необходимые для цветения

Наличие двух механизмов регуляции цветения у всех растений свидетельствует о том, что цветение определяется не только факторами физиологическими или медийными, т. е. регулируемые внешней средой, но и факторами генетическими, т. е. регулируемые механизмом наследственности. Как уже было показано, цветение фотопериодически нейтральных видов не контролируется длиной дня и прохождение ими обеих фаз цветения связано с автономной регуляцией цветения и непосредственной реализацией генетической информации. У длиннодневных видов первая фаза (образование стеблей) перешла под контроль внешней среды и осуществляется с помощью индуцированного механизма, тогда как прохождение второй фазы образования цветков осталось не связанным с длиной дня и осуществляется в силу автономного механизма — длиннодневные виды лишь в первой фазе длиннодневные, а во второй фазе они нейтральные. У короткодневных видов первая фаза (образование стеблей) остается не связанной с длиной дня, осуществляется с помощью автономного механизма, вторая фаза перешла под контроль внешней среды и осуществляется в силу индуцированного механизма — короткодневные виды в первой фазе нейтральные и лишь во второй фазе короткодневные.

Длинно-короткодневные и коротко-длиннодневные виды пошли по пути приспособления к длине дня еще дальше — у них обе фазы цветения перешли под контроль внешней среды и осуществляются в результате индуцированного механизма. Таким об-

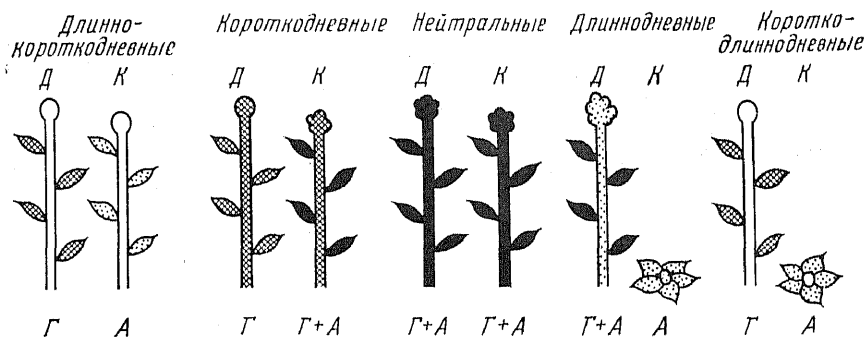


Рис. 156. Автономный и индуцированный механизмы цветения растений различных фотопериодических групп

разом, цветение растений различных фотопериодических групп в разной степени подпадает под регулирующее действие длины дня: в меньшей мере у длиннодневных и короткодневных видов и в большей мере у видов длинно-короткодневных и коротко-длиннодневных. Эта мера определялась приспособительным назначением фотопериодической реакции, обеспечивающей цветение растений в наиболее благоприятное время года.

В связи с этим направленность внутренних физиологических и биохимических процессов, предшествующих прохождению критических фаз цветения у длиннодневных и короткодневных видов, будет различна. При этом у нейтральных видов имеется полностью автономная регуляция образования антезинов и гиббереллинов на любой длине дня. У длиннодневных видов утрачена наследственно фиксированная способность к синтезу гиббереллинов на коротком дне и эта утрата восполняется их образованием на длинном дне; у короткодневных видов утрачена способность к синтезу антезинов на длинном дне и эта утрата восполняется их образованием на коротком дне. У длинно-короткодневных растений утрачена наследственная способность к синтезу обеих групп гормонов и их образование происходит при последовательной смене длинного и короткого дня в силу индуцированного механизма (рис. 157).

Учитывая, что у разных биотипов растений существуют различные сочетания автономного и индуцированного механизмов образования антезинов и гиббереллинов, можно выдвинуть представление о комплементарности, или взаимодополняемости этих гормональных компонентов, возникающих в разных органах и объединяющихся в единый комплекс флоригена в стеблевых почках растений.

Комплементарность гормонов цветения у короткодневных видов заключается в сочетании гиббереллинов, имеющих у них во всех органах, в том числе и в апикальной меристеме стебля, на любой длине дня в соответствии с автономным механиз-

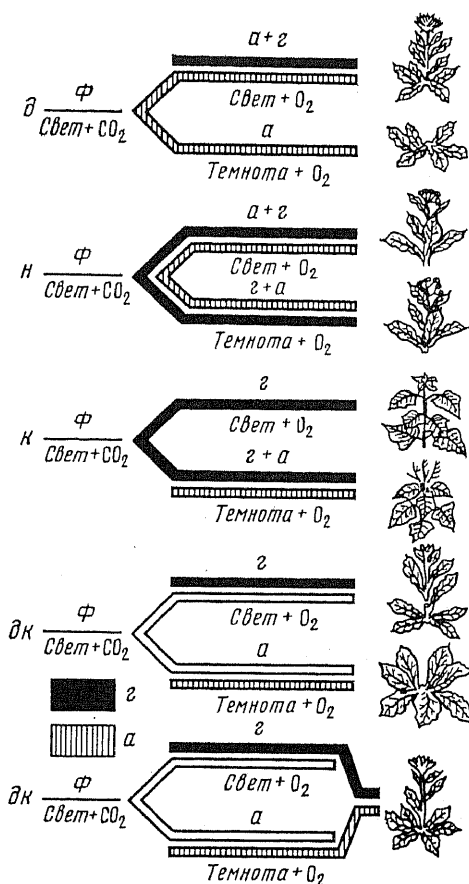


Рис. 157. Образование гиббереллинов и антезинов в зависимости от фотопериодизма растений

Слева — образование ассимилятов (фотосинтез — ф) в первые 8—12 ч светового цикла, которое протекает одинаково у всех видов (свет + CO₂); верхняя часть — длиннодневный цикл (свет + O₂), нижняя часть — короткодневный цикл (темнота + O₂). Цветение наступает при наличии в листьях гиббереллинов и антезинов (z + a) — у длиннодневных растений (d) на длинном дне, у нейтральных (n) на длинном и коротком, у короткодневных (sk) на коротком, у длинно-короткодневных (dk) сначала на длинном, потом на коротком дне

мом регуляции цветения, и антезинов, возникающих в листьях в результате индуцированного механизма, т. е. под влиянием короткого дня, и транспортирующихся затем в стеблевые почки растения. В противоположность этому комплементарность гормонов цветения у длиннодневных видов складывается из сочетания антезинов, имеющих у них на

любой длине дня во всех органах в соответствии с автономным механизмом регуляции цветения, и гиббереллинов, возникающих в листьях в результате индуцированного механизма, т. е. под влиянием длинного дня. В обоих случаях в апексах растений возникает бикомпонентный гормональный комплекс — флориген (рис. 158) [Chailakhyan, 1976].

Основными гормональными факторами комплементарного бикомпонентного комплекса флоригена являются гиббереллины и антезины. Их выделение из растений, очистка и испытание физиологического влияния экстрактов на ход формообразовательных процессов и главным образом на инициацию цветения растений в условиях неблагоприятной длины дня являются наиболее веским экспериментальным обоснованием рассматриваемой гипотезы. Поэтому в наших работах особое влияние было уделено исследованию эндогенных гиббереллинов и антезинов растений.

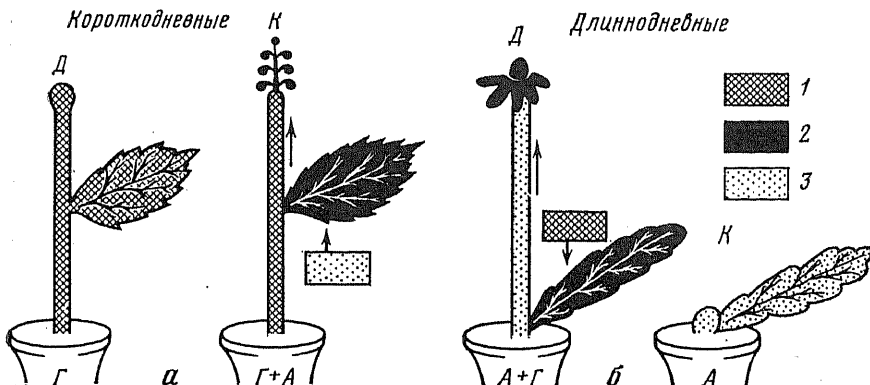


Рис. 158. Бикомпонентная гормональная система и механизмы регуляции цветения

а — перилла красная, б — рудбекия двуцветная; 1 — гиббереллины, 2 — гиббереллины + антезины, 3 — антезины

ЭНДОГЕННЫЕ ГИББЕРЕЛЛИНЫ В ПРОЦЕССАХ ФОТОПЕРИОДИЗМА, ЯРОВИЗАЦИИ И СТРАТИФИКАЦИИ РАСТЕНИЙ

Гиббереллины составляют обширную и важную группу фитогормонов, которые возникают в процессе жизнедеятельности растения и участвуют в регуляции метаболических и формообразовательных процессов на всех этапах онтогенеза. Гиббереллины широко распространены в тканях и органах высших растений и обнаружены в семенах и плодах, проростках и сеянцах, в стеблях, листьях и соцветиях.

Исследования показали, что в различных органах высших растений содержатся гиббереллиноподобные вещества, которые по своему физиологическому действию сходны с гиббереллинами, найденными в выделениях фузариевого гриба.

Для обнаружения гиббереллиноподобных веществ многие авторы применяли биологические методы, с помощью которых изучалось сравнительное влияние гиббереллинов и экстрактов из растительных тканей на рост отрезков листьев пшеницы или овса, на рост карликовых мутантов кукурузы или рост карликовых форм гороха [Brian, Hemming, 1955].

В наших ранних опытах с выделением, очисткой и испытанием активности эндогенных гиббереллиноподобных веществ мы использовали методы экстракции и переэкстракции органическими растворителями, бумажной, тонкослойной и колоночной хроматографии и биотестирования. В более поздних работах нами использовались инструментальные методы: газожидкостная хроматография и масс-спектрометрия [Негрецкий и др., 1985].

В работах нашей лаборатории гиббереллиноподобные вещества в большей мере были обнаружены в растениях, выращенных

в условиях длинного дня: у табаков [Чайлахян, Ложникова, 1959, 1960], рапса и персика [Чайлахян и др., 1963], овса, люпина, проса, сои, бобов и гречихи [Ложникова, 1966] (рис. 159).

Растения выращивали в условиях длинного и короткого дня. После того как на благоприятной для развития длине дня началось образование бутонов, брали пробы листьев для экстрагирования с растений, находившихся в различных условиях светового режима.

Ацетоновые экстракты, очищенные от липидов и пигментов и расхроматографированные на бумаге, испытывали на биологическую активность как по ростовой реакции проростков гороха, так и с помощью разработанного нами биотеста — цветения рудбекии.

Испытания действия гиббереллиноподобных веществ в экстрактах из тканей различных растений проводили большей частью на розеточных растениях рудбекии, выращиваемых на коротком дне, поскольку в предварительных опытах выяснилось, что образование стеблей и цветение рудбекии на коротком дне вызываются только гиббереллинами или гиббереллиноподобными веществами, т. е. реакция является специфической. Розеточные растения рудбекии, выращенные на коротком дне, подвергали обработке капельным способом: в центр розетки каж-

Рис. 159. Влияние гиббереллиноподобных веществ, извлеченных из листьев проса на рост и цветение рудбекии в условиях короткого дня

А — растения проса, донора гиббереллиноподобных веществ на длинном (а) и коротком (б) дне;

Б — влияние экстрактов из листьев проса на рудбекию:

а — обработка гиббереллином A_3

б — экстрактом из листьев проса на длинном дне,

в — экстрактом из листьев проса на коротком дне,

г — вода (контроль)



дого растения ежедневно наносили одну каплю испытуемого экстракта, в контрольные растения наносили одну каплю гиббереллина A_3 (0,02%) или воды.

Проведенные нами опыты показали, что общая активность гиббереллиноподобных веществ в растениях зависит от длины дня — на длинном дне она выше, чем на коротком, у всех испытанных растений независимо от характера их фотопериодической реакции. Эти изменения в активности гиббереллиноподобных веществ совпадают с ранее установленным усилением интенсивности роста растений при увеличении длины дня.

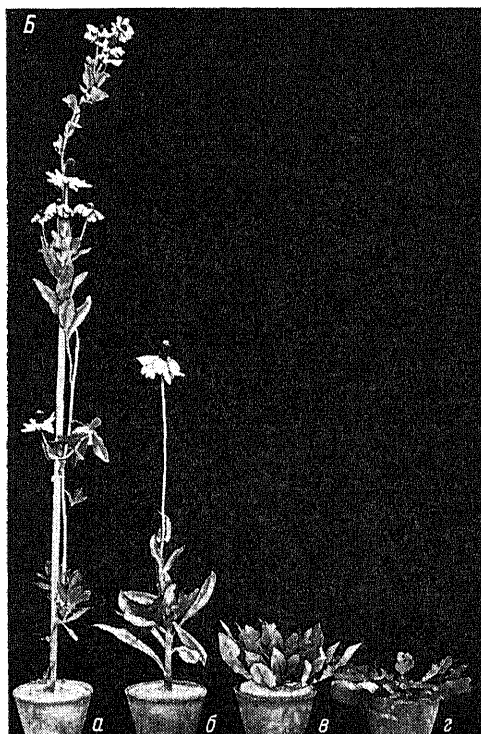
Кроме того, была установлена определенная роль гиббереллинов в процессах яровизации и стратификации [Чайлахян и др., 1963].

Изменения активности гиббереллиноподобных веществ в процессе яровизации исследовали в опытах с 3 видами растений: 1) рожью (*Secale cereale*) — яровая Петкуская, озимая Вятка и озимая яровизированная; 2) пшеницей (*Triticum vulgare*) — яровая Московка, озимая Лютеценс 454 и озимая яровизированная; 3) рапсом (*Brassica napus*, var *oleifera*) — яровой, озимый Янецкий и озимый яровизированный.

Выяснилось, что у яровых и яровизированных форм на длинном дне гиббереллиноподобных веществ было больше, чем у озимых, но на коротком дне таких различий не наблюдалось.

Для изучения изменений активности гиббереллиноподобных веществ, происходящих в процессе стратификации, проводили опыты с вишней Владимирской (*Prunus cerasus*) и персиком (*Prunus persica*), выращенными из стратифицированных и нестратифицированных семян. У растений, выращенных из стратифицированных семян, уровень активности гиббереллиноподобных веществ был выше (рис. 160).

Все это свидетельствует о большой роли, которую играют гиббереллины и гиббереллиноподобные вещества в процессах фотопериодизма, яровизации и стратификации растений.



ДИНАМИКА ГИББЕРЕЛЛИНОВ В ТЕЧЕНИЕ СУТОЧНОГО ЦИКЛА И В ПРОЦЕССЕ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ ИНДУКЦИИ

Активность природных гиббереллинов изменяется в течение суток в условиях длинного и короткого дня [Ложникова, 1966]. Растения табаков длиннодневного вида Сильвестрис, короткодневного вида Мамонт и нейтрального вида Трапезонд выращивали в условиях длинного и короткого дня; после того как на благоприятной для развития длине дня растения начали бутонизировать, брали пробы листьев 4 раза в сутки в течение 3 сут. Этанольные экстракты после соответствующих процедур очистки и хроматографирования биотестировали на проростках карликового гороха Пионер. Данные опытов представлены на рис. 161. Это хорошо согласуется с нашими данными о накоплении или переходе в активную форму природных гиббереллинов в листьях растений табака на свету, а в темноте разрушении или переходе в связанную форму [Чайлахян, Ложникова, 1966]. Активность природных гиббереллинов начинает увеличиваться в утренние часы суток, достигая максимума в дневные часы, а в течение ночи падает до минимума. Подобная динамика природных гиббереллинов отчетливо видна в длиннодневном цикле, где общий уровень содержания гиббереллинов значительно выше, чем на коротком дне.

Ранее в наших опытах было показано, что изменение активности гиббереллиноподобных веществ связано не с фотопериодической индукцией цветения, как это считали на основании своих опытов Ланг [Lang, 1960] и Харада [Harada, 1962], а с непосредственным воздействием длинным днем. У длиннодневного вида табака Сильвестрис это воздействие длинным днем совпадает с индукцией цветения; у короткодневного вида Мамонт это воздействие прямо противоположно индукции цветения.

Эти данные подтверждаются работами, проведенными с сахарным тростником [Nestor et al., 1972], шпинатом [Kivilaan, Zeevaart, 1974], салатом [Nehemia, Amos, 1978], *Lamium amplexicaule* [Lord, 1980], *Silenas ameria* [Cleland, Zeevaart, 1970].

Для выяснения вопроса о связи динамики гиббереллинов с воздействием длинного дня, с одной стороны, и с фотопериодической индукцией цветения растений — с другой, представлялось интересным проследить за активностью гиббереллинов в листьях табаков, обладающих противоположной реакцией на длину дня, — длиннодневного сорта Сильвестрис и короткодневного сорта Мамонт в процессе перехода растений от вегетативного роста к цветению. Растения табаков выращивали на неблагоприятной для зацветания длине дня: табак Сильвестрис на коротком, табак Мамонт на длинном дне. В возрасте 90 дней, когда растения приобрели способность воспринимать фотопериодическое воздействие, им давали благоприятную для цветения индукцию: растениям табака Сильвестрис 10, 20, 30 и 40 длин-

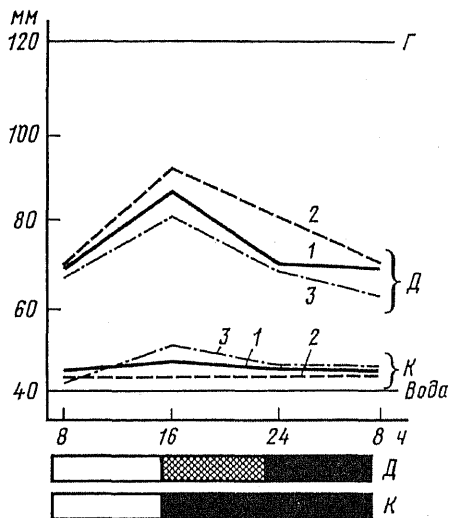
Рис. 160. Влияние гиббереллиноподобных веществ, извлеченных из листьев персика, на рост и цветение рудбекии в условиях короткого дня

а — обработка гиббереллином;
 б — экстрактом из стратифицированных растений;
 в — экстрактом из нестратифицированных растений;
 г — контроль



Рис. 161. Влияние экстрактов из листьев растений табака при выращивании их в условиях длинного (Д) и короткого (К) дня на высоту проростков гороха сорта Пионер

1 — табак Сильвестрис;
 2 — Мамонт;
 3 — Трапезонд;
 Г — ГК



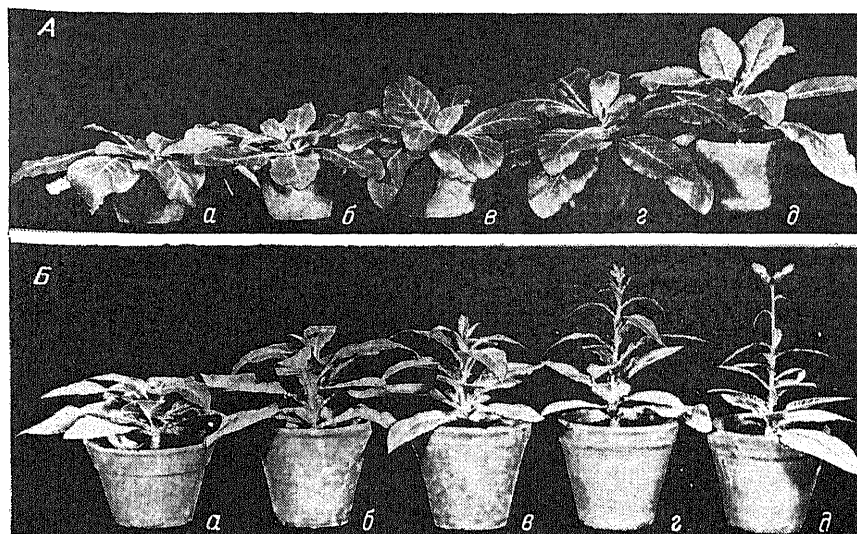
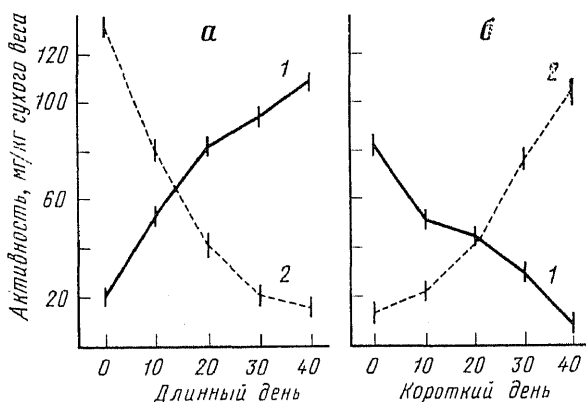


Рис. 162. Реакция растений табака Сильвестрис на действие индукции длинным днем (А) и табака Мамонт на действие индукции коротким днем (Б) (фото 6.X 1979 г.)

а — 0 дней, б — 10 дней, в — 20 дней, г — 30 дней, д — 40 дней

Рис. 163. Динамика фитогормонов в листьях табака Сильвестрис (а) и табака Мамонт (б) в процессе фотопериодической индукции

1 — активность гиббереллина (эквивалент ГК);
2 — активность ингибиторов (эквивалент АБК)



ных дней, табака Мамонт — то же число коротких дней. Состояние растений по окончании фотопериодической индукции представлено на рис. 162.

Одновременно по мере прохождения фотопериодической индукции изучали развитие стеблевых апексов. На рис. 162 представлен переход апекса табака Сильвестрис от вегетативного состояния к цветению. Аналогичный вид имеют апексы табака Мамонт.

По окончании индукции одновременно из листьев средних ярусов растений всех вариантов были взяты пробы на опреде-

ление фитогормонов. Гиббереллины выделяли разработанным нами методом [Ложникова и др., 1973] с дополнительной очисткой от фенолов [Волюнец, Пальченко, 1976]; количественную оценку проводили с помощью биотеста гипокотилей салата сорта Берлинский [Frankland, Wareing, 1960] и выражали в эквиваленте гибберелловой кислоты.

Абсцизины определяли методом, предложенным Конфортсом [Cornforth et al., 1965]; количественную оценку проводили с помощью биотеста coleoptилей пшеницы и выражали в эквиваленте АБК. Данные по балансу фитогормонов при фотопериодической индукции приведены на рис. 163. Видно, что влияние благоприятной длины дня приводит к противоположному балансу фитогормонов стимуляторного типа действия — гиббереллинов и ингибиторного — абсцизинов.

У растений длиннодневного табака Сильвестрис, находящегося на коротком дне в розеточном состоянии, содержание гиббереллинов было минимальным, а абсцизинов высоким. Под влиянием фотопериодической индукции длинным днем количество гиббереллинов увеличивалось, а содержание абсцизинов падало.

У растений короткодневного табака Мамонт на длинном дне было высокое содержание гиббереллинов и низкое абсцизинов. После индукции 10, 20 и 30 короткими днями уровень гиббереллинов последовательно снижался, а абсцизинов возрастал [Чайлахян, Ложникова, 1964б; Ложникова, 1966]. Выявленный баланс гиббереллинов и абсцизинов в процессе фотопериодической индукции достаточно полно объясняет зацветание длиннодневного табака Сильвестрис, вместе с тем он указывает на возможное косвенное действие абсцизинов на активность веществ, непосредственно влияющих на образование цветков у короткодневного табака Мамонт [Ложникова и др., 1982].

ДИНАМИКА ГИББЕРЕЛЛИНОВ НА НЕПРЕРЫВНОМ СВЕТУ, В ТЕМНОТЕ И ПРИ ПРЕРЫВАНИИ ТЕМНОВОГО ПЕРИОДА КОРТОКДНЕВНОГО ЦИКЛА СВЕТОМ

В серии опытов нами изучалось влияние непрерывного света и непрерывной темноты на уровень активности гиббереллинов [Ложникова, Чайлахян, 1969].

Взрослые растения табаков Сильвестрис и Мамонт в течение 4 мес выращивали в условиях длинного дня. К началу опыта растения табака Сильвестрис были в фазе бутонизации и табака Мамонт — в фазе вегетативного роста. Одновременно часть растений обоих видов табака была поставлена на 15, 10 и 5 дней в непрерывную темноту, а другая часть на непрерывный интенсивный свет. Биотестами на гиббереллиновую активность служили проростки гороха Пионер и растения рудбекии на коротком дне, в обоих тестах были получены идентичные результаты.

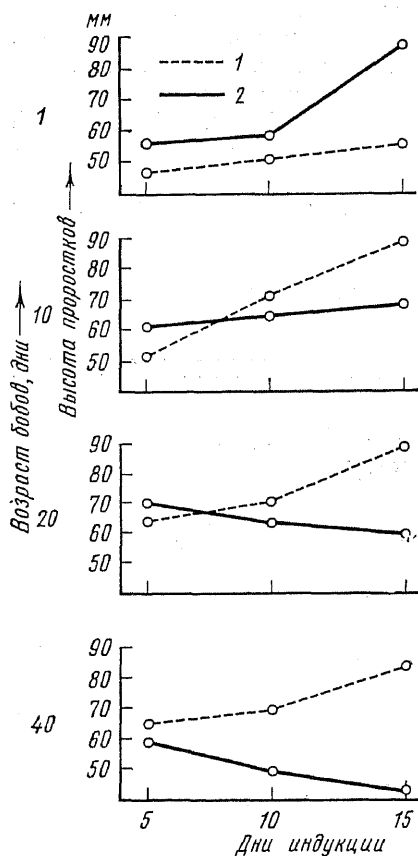
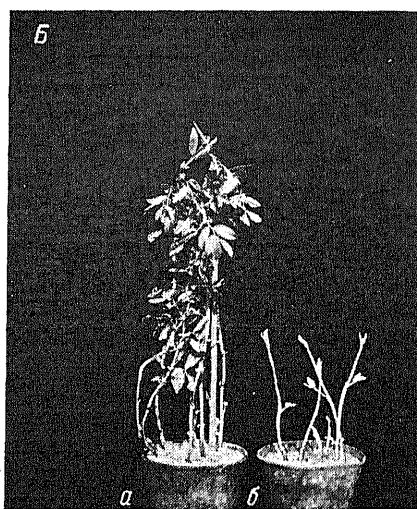


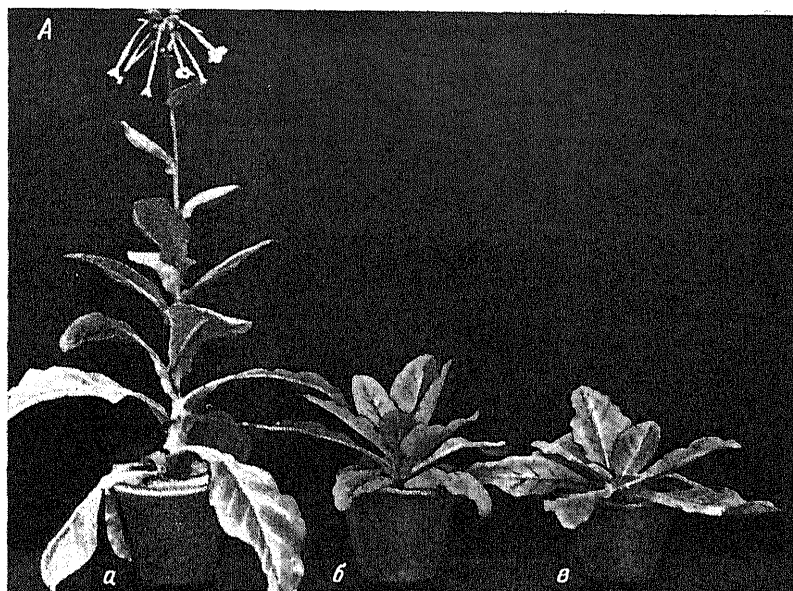
Рис. 164. Растения конских бобов, подвергавшиеся непрерывному 15-дневному воздействию света (А) или темноты (Б) начиная с возраста 40 дней (а) и 1 день (б)

Рис. 165. Активность природных гиббереллинов, извлеченных из подвергавшихся воздействию непрерывного света (1) и непрерывной темноты (2) растений бобов разного возраста

Кривые составлены по приросту проростков карликового гороха сорта Пионер, выращенных на элюатах из растений конских бобов

Рис. 166. Реакция растений табака Сильвестрис (А) и Мамонт (Б) на прерывание темноты короткодневного цикла светом (фото 4.VIII 1961 г.)

Растения находились: а — на длинном 16-часовом дне; б — на коротком 8-часовом дне с последующим прерыванием темноты 2 ч света; в — на коротком 8-часовом дне



Данные показали, что на свету идет образование или переход в активную свободную форму гиббереллинов, причем интенсивность их образования при 16 ч и 24 ч света в сутки отличается мало; в темноте идет разрушение или переход в связанную неактивную форму гиббереллинов и тем сильнее, чем дольше тянется период темноты. Это, по-видимому, показывает, что различие в содержании гиббереллиноподобных веществ на длинном и коротком дне связано с соотношением периодов света и темноты в течение суток: гиббереллиноподобных веществ на длинном дне больше, чем на коротком.

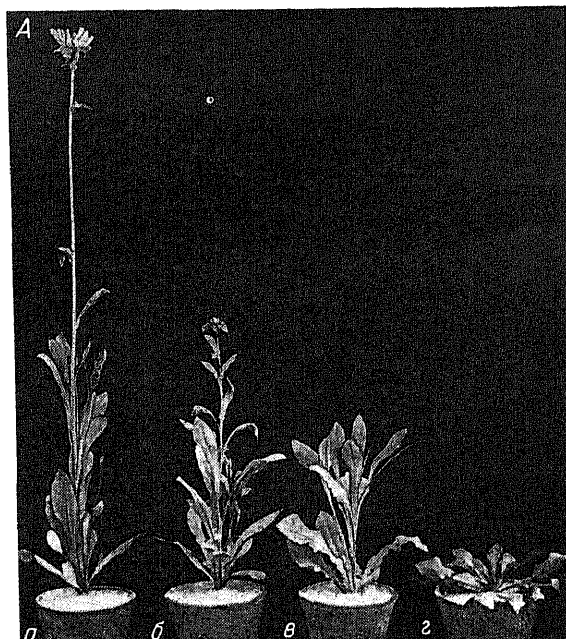


Рис. 167. Рост растений рудбекии в условиях короткого дня под влиянием экстрактов из листьев табаков Сильвестрис (А) и Мамонт (Б) (фото 20.X 1964 г.)

Экстракты получены из растений, находившихся в условиях:

- а — обработка гиббереллином;
- б — длинного 16-часового дня;
- в — короткого 6-часового дня с последующим прерыванием темноты 2 ч света;
- г — короткого 8-часового дня



Различия в динамике содержания гиббереллиноподобных веществ на свету и в темноте связано также с возрастом растений. На это указывает опыт с растениями конских бобов (*Vicia faba*), подвергавшихся действию непрерывного света и темноты (15, 10 и 5 дней) в разном возрасте (40, 20, 10 и 1 день). После окончания воздействия из опытных растений (рис. 164) брали пробы на определение активности природных гиббереллинов [Ложникова, Чайлахян, 1969]. На рис. 165 видно, что эндо-

генные гиббереллины в тканях молодых проростков и взрослых растений, находящихся в фазе цветения и плодоношения, при действии света и темноты ведут себя диаметрально противоположно. У проростков гиббереллиновая активность повышается в темноте, а на свету их активность почти не изменяется, у взрослых 40-дневных растений гиббереллины накапливаются на свету и разрушаются в темноте.

Кроме того, в наших опытах выяснилось влияние прерывания длительного темнового периода короткодневного цикла светом на изменение активности природных гиббереллинов растений.

Растения табака Сильвестрис на длинном дне имели крупные стебли и цвели, на коротком дне были в фазе розетки, на коротком дне с прерыванием имели короткие стебли и вегетировали (рис. 166, а). Растения табака Мамонт имели крупные стебли, на длинном дне вегетировали, на коротком дне цвели, на коротком дне с прерыванием вегетировали (рис. 166, б). Биотестами служили проростки гороха Пионер и растения рудбекии на коротком дне. Результаты были идентичны. Они свидетельствуют о том, что активность гиббереллинов в растениях, находившихся на коротком дне с прерыванием (6 ч и 2 ч света в сутки), значительно выше, чем у растений, находившихся на обычном коротком дне (8 ч света в сутки), и приближается к активности гиббереллинов в растениях, получавших длинный день. Об этом можно судить по состоянию растений рудбекии, которые формируют крупные стебли и образуют генеративные органы только под действием экстрактов из листьев растений, выращенных на длинном дне и на коротком дне с прерыванием (рис. 167, а, б).

Реакция длиннодневных видов на прерывание в короткодневном цикле периода темноты светом связана с усилением обмена и образованием гиббереллинов, с формированием и ростом стеблей и в результате этого с образованием цветков. Реакция короткодневных видов на прерывание периода темноты светом связана с нарушением образования метаболитов, необходимых для образования цветков, и в результате этого с подавлением цветения. Из этого следует, что реакция длиннодневных и короткодневных видов на прерывание темноты короткодневного цикла светом связана с различными процессами, индуцированными этим светом [Чайлахян, Ложникова, 1966].

ЭНДОГЕННЫЕ ГИББЕРЕЛЛИНЫ И ИХ РОЛЬ В ЦВЕТЕНИИ РАСТЕНИЙ

Согласно гипотезе бикомпонентного комплементарного комплекса флоригена предполагается, что в комплекс гормонов цветения входят гиббереллины, необходимые для образования стеблей [Чайлахян, 1958г, д), имеющиеся у короткодневных расте-

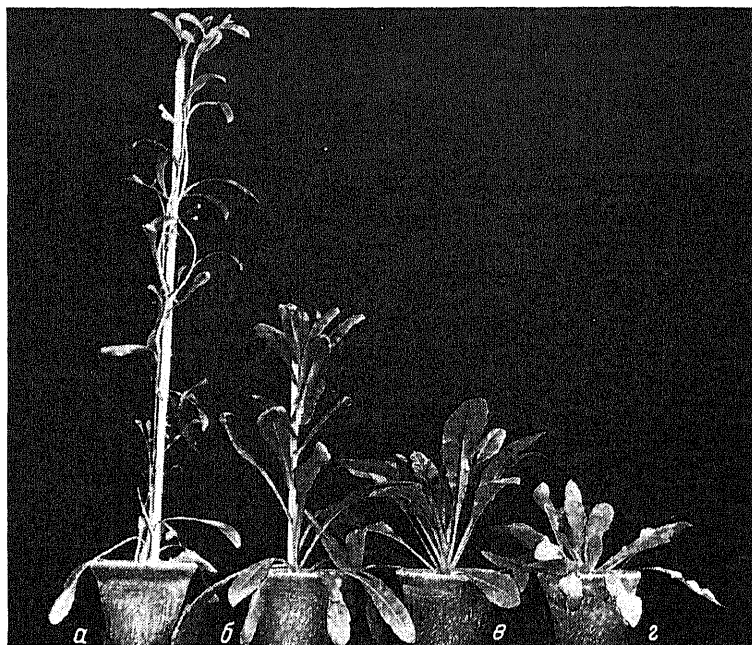


Рис. 168. Влияние экстрактов из листьев табака Мамонт на рост и цветение рудбекии (фото 17.II 1969 г.)

а — гиббереллин (0,02%); *б* — экстракт из листьев растений на длинном дне; *в* — экстракт из листьев растений на коротком дне; *г* — контроль (вода)

ний в условиях короткого и длинного дня и образующиеся у длиннодневных видов только на длинном дне.

Одним из прямых доказательств этого предположения явилось бы выделение и идентификация гиббереллинов или гиббереллиноподобных веществ из листьев растений короткодневного вида, выращенного в условиях длинного дня, и такое воздействие этими веществами на растения длиннодневного вида, которое вызвало бы их цветение в условиях короткого дня.

В опытах некоторых исследователей действие гиббереллиноподобных веществ, выделенных из высших растений, было испытано на зацветание растений. Под влиянием веществ, выделенных из эндосперма дикого огурца (*Echinocystis microcarpa*), зацветали семена двухлетней белены (*Hyoscyamus niger*) в отсутствие пониженных температур и растения длиннодневного вида *Samolus paviflorus* в условиях короткого дня [Lang et al., 1957].

Под влиянием веществ, выделенных из незрелых семян фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris*), зацвели растения *B. crenatum* в условиях короткого дня [Bünsow et al., 1958],

тогда как контрольные растения оставались в фазе вегетативного роста.

В качестве примера можно привести наш предварительный опыт по изучению влияния экстрактов из листьев короткодневного табака Мамонт на рост и цветение рудбекии в условиях короткого дня (рис. 168). Быструю реакцию развития дали растения рудбекии, обрабатывавшиеся гиббереллином: уже спустя 13 дней растения начали стрелковаться, образовали высокие стебли, начали бутонизировать и цвести. Контрольные растения, обрабатываемые водой, до конца опыта оставались в фазе розетки. Стрелкование растений, обрабатываемых экстрактами из листьев растений табака Мамонт, находившихся на длинном дне, прошло довольно быстро. При обработке экстрактами из листьев растений табака, находившихся на коротком дне, развитие шло значительно медленнее.

Результаты опыта показали, что испытанные экстракты содержат гиббереллиноподобные вещества, причем их количество в экстрактах из листьев растений длинного дня больше, чем из листьев растений короткого дня.

Основные опыты были проведены по выявлению активности гиббереллиноподобных веществ, содержащихся в листьях длиннодневного табака Сильвестрис и короткодневного табака Мамонт, выращенных на различной длине дня. Как раз эти опыты и ставились с целью экспериментального обоснования гипотезы бикомпонентности флоригена, схематически представленной на рис. 158, и, в частности, доказательства того, что в листьях короткодневных видов, вегетирующих на длинном дне, имеется достаточное количество гиббереллиноподобных веществ, чтобы повлиять на цветение растений длиннодневных видов, находящихся на коротком дне.

Опыты показали, что в листьях обоих сортов табака количество гиббереллиноподобных веществ на длинном дне значительно выше, чем на коротком; при воздействии экстрактами из листьев обоих табаков, растущих на длинном дне, розеточные растения рудбекии в условиях короткого дня переходят к формированию стеблей и цветению (рис. 169, 170).

Особенно значительным представляется тот факт, что цветение вегетирующего растения длиннодневного вида — рудбекии — в условиях короткого дня было достигнуто путем воздействия на него экстрактом гиббереллинов из листьев растения короткодневного вида — табака Мамонт, вегетирующего в условиях длинного дня. В этом можно видеть подтверждение ранее высказанного предположения, что в листьях вегетирующей на коротком дне рудбекии имеются вещества, влияющие на образование цветков, — антезины, а в листьях вегетирующего на длинном дне табака Мамонт — гиббереллины, и в совокупности они обуславливают зацветание растений [Чайлахян, Ложникова, 1959].

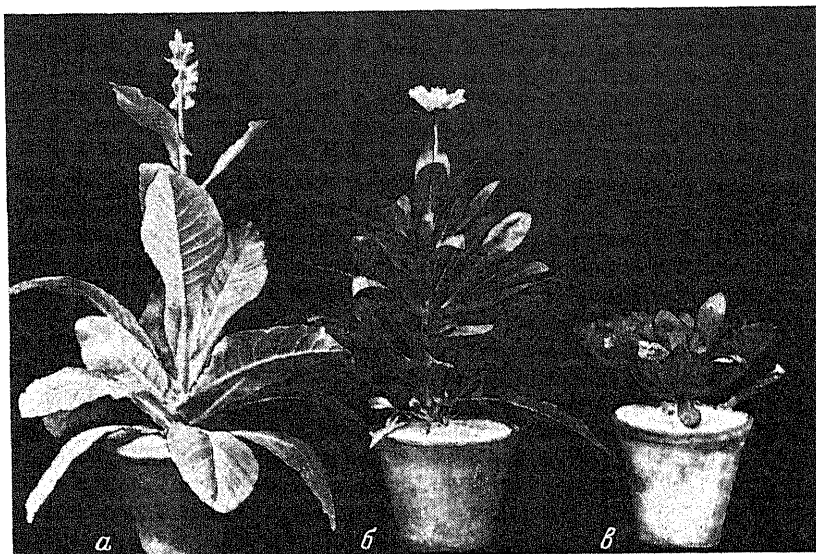
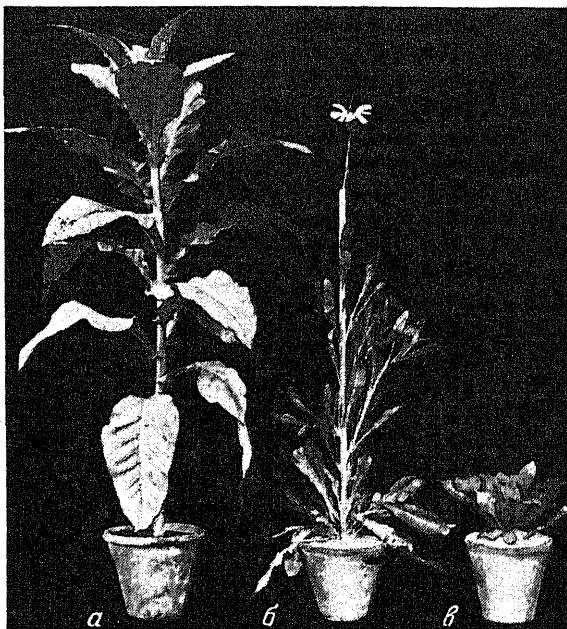


Рис. 169. Цветение рудбекии в условиях короткого дня под влиянием экстрактов из листьев растений длиннодневного вида — табака Сильвестрис, находящегося на длинном дне

- а* — растение табака Сильвестрис, из листьев которого взят экстракт;
- б* — растение рудбекии, обработанное этим экстрактом;
- в* — контрольное растение рудбекии

Рис. 170. Цветение рудбекии в условиях короткого дня под влиянием экстрактов из листьев растений короткодневного вида табака Мамонт, находившихся на длинном дне

- а* — растение табака сорта Мамонт, из листьев которого взят экстракт;
- б* — растение рудбекии, обработанное этим экстрактом;
- в* — контрольное растение рудбекии



АНТЕЗИНЫ И ВЛИЯНИЕ ЭКСТРАКТОВ ЭТИХ ВЕЩЕСТВ ИЗ ЛИСТЬЕВ ЦВЕТУЩИХ РАСТЕНИЙ ТАБАКА МАМОНТ НА ЦВЕТЕНИЕ ПРОРОСТКОВ И СЕЯНЦЕВ МАРИ КРАСНОЙ

В настоящее время гормональная концепция цветения растений в ее общей форме находит достаточно широкое признание. Согласно этой концепции под влиянием благоприятной длины дня происходят физиолого-биохимические изменения, приводящие к синтезу комплекса гормонов цветения — флоригена, состоящего из двух групп веществ: гиббереллинов и антезинов.

Интересно отметить, что после создания в 1958 г. гипотезы флоригена как бикомпонентного комплекса гормонов цветения непосредственные доказательства участия гиббереллинов в регуляции цветения были получены уже через год, в 1959 г., тогда как доказательства для антезинов (или веществ типа антезина) были получены только через 18 и 25 лет (точнее, в 1977 и 1984 гг.). Этот разрыв объясняется резко различным уровнем наших знаний относительно гиббереллинов и антезинов. Поэтому, несмотря на большой временной разрыв, экспериментальные данные об участии как эндогенных гиббереллинов, так и антезинов в цветении растений приведены вместе в настоящей главе.

Если относительно гиббереллинов известны способы их выделения из растений, химическая природа и структура, то природа и структура антезинов неизвестны, а представление о них основано на многочисленных данных, полученных путем биотестов. Исследования по обнаружению и извлечению из растений эндогенных гормонов цветения типа антезинов, которые были бы ответственны за цветение короткодневных видов растений, проводились во многих лабораториях.

Липидные экстракты из цветущего дурнишника в работе Роберта и Штрукмаер (Roberts, Struckmeyer, 1960), метанольные экстракты из цветущих растений дурнишника и подсолнечника в опытах Линкольна с сотр. [Lincoln et al., 1964], экстракты из бутонов хризантемы в исследованиях Бисваса [Biswas et al., 1966] — вот далеко не полный перечень исследований, в которых среди метаболитов из цветущих растений были обнаружены вещества, вызывающие стимуляцию зацветания короткодневных видов в неиндуктивных условиях. К этим же работам можно отнести исследования Клилэнда [Cleland, 1982] по испытанию экстрактов флоэчного экссудата из цветущего дурнишника и опыты Кошечевича [Korsecwicz, 1972] с экстрактами из цветущих растений периллы и мари красной, содержащих эстрогены.

В период нашей работы по выделению антезинов гормональная функция у животных и растительных организмов приписывалась изопреноидным соединениям (Героут, 1974; Ливенталь, 1974) и именно в этом направлении строилась методика поиска активных метаболитов. Работа в этом направлении проводилась в комплексе с научным сотрудником Института органической химии им. Н. Д. Зелинского АН СССР Н. Я. Григорьевой.

Поскольку опыты по выявлению антезинов делались нами впервые, то здесь дается более подробное описание методики.

В наших опытах в качестве объекта брали листья цветущих растений табака Мамонт. Лиофилизированный материал экстрагировали кипящим этанолом. Экстракт упаривали под вакуумом. Остаток очищали от липидов, хлорофилла и глюкозидов и фракционировали на колонке с силикагелем КСК в градиенте растворителей хлороформ:метанол. Активные фракции подвергали дальнейшей очистке методом препаративной хроматографии в системе хлороформ:метанол (92:8). Сухие остатки из фракций, полученных при хроматографии, переводили в водный раствор, 1 мл водного раствора каждой фракции содержал вещества, выделенные из 1 г лиофилизированных листьев.

На всех промежуточных и конечном этапах все полученные фракции испытывали на биотестах.

В качестве биотестов брали проростки и сеянцы короткодневного вида — мари красной (*Chenopodium rubrum*), находящиеся в условиях непрерывного света, без индукции, которые в этих условиях ни от одного из известных гормонов к дифференциации апексов и цветению не переходят [Чайлахян, 1977; Seidlova, 1968; Krekule, Seidlova, 1973]. Не наблюдали подобного эффекта на растениях мари красной при воздействии фитогормонами — ауксинами, гиббереллинами, цитокипинами, абсцизовой кислотой, поэтому этот биотест может рассматриваться как специфический, с качественной реакцией [Ложникова и др., 1973; Krekule, Seidlova, 1977; Loznikova et al., 1981].

Семена мари красной проращивали при смене температур (20° и 0°) в темноте. Наклюнувшиеся семена помещали на разбавленный питательный раствор Кюпа (рис. 171). Опыты проводили в факторостатной камере при постоянном круглосуточном освещении люминесцентными лампами (8000 лк), температуре 20° и влажности 85%. Эти условия для мари красной являются неиндуктивными, и растения остаются в вегетативном состоянии. В первой серии опытов брали проростки в возрасте 7 дней, которые обрабатывали методом нанесения капель на верхушечную почку испытываемыми водными растворами по 0,005 мл ежедневно в течение 3 дней. Когда растения достигали возраста 12 дней, апексы проростков просматривали под биноклем (×100). Повторность каждого варианта опыта — 10-кратная.

Критерием активности исследуемых экстрактов служила степень дифференциации апексов опытных растений по отношению к апексам контрольных (вода), установленная по ранее разработанной пятибалльной шкале (рис. 172).

Во второй серии опытов пятидневные проростки, выращенные описанным выше способом, высаживали в вазоны с почвой по 5 шт. в каждый. Опыты проводили в тех же условиях факторостатной камеры, что и с проростками. Растения, достигшие возраста 30 дней, ежедневно обрабатывали капельным способом испытываемыми водными растворами по 0,005 мл на верхушеч-

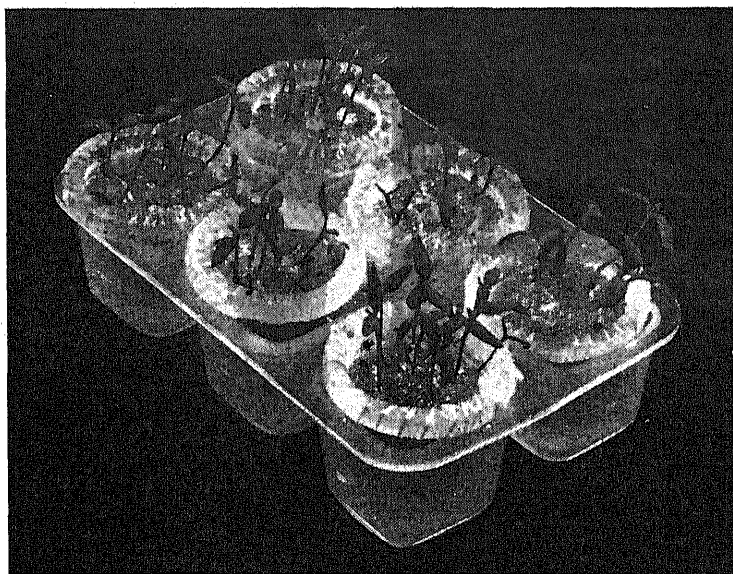


Рис. 171. Внешний вид опытных проростков марь красной



Рис. 172. Шкала степени дифференциации апексов

I — вегетативное состояние, *II—IV* — ветвление, появление бугорков, *V* — цветение — начало бутонизации

ную почку в течение 30 дней. Крупные листочки на сеянцах (как опытных, так и контрольных) систематически удаляли (рис. 173).

Апексы сеянцев аналогично проросткам просматривали под биноклем и фотографировали под фазово-контрастным микроскопом. В конце опыта сеянцы опять фотографировали и визуально подсчитывали образовавшиеся бутоны и цветки.

На протяжении 5 лет (1972—1977 гг.) мы изучали действие экстрактов, полученных из листьев цветущих растений, на вегетирующие растения короткодневных видов в условиях неблагоприятной для их цветения длины дня. Пробы для экстрагирования брали из зрелых листьев растений короткодневного табака сорта Мамонт, цветущих на коротком (8-часовом дне) и вегетирующих на длинном (16-часовом) дне.

Всего было проведено 80 опытов на проростках марь красной, результаты некоторых из них приводятся в табл. 10.

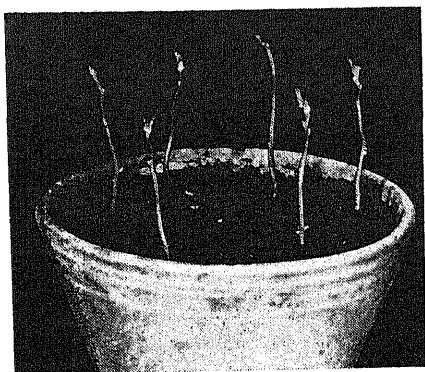


Рис. 173. Состояние сеянцев мари красной в почвенной культуре в начале опыта

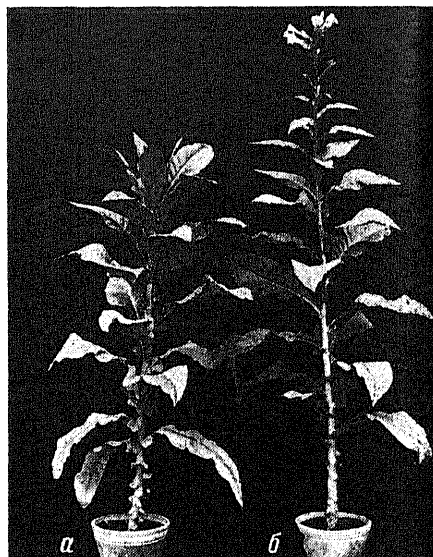


Рис. 174. Короткодневные растения табака Мамонт, вегетирующие на длинном дне (а) и цветущие на коротком дне (б)

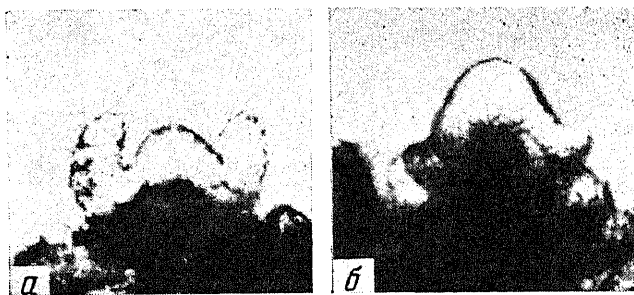


Рис. 175. Апексы мари красной, обработанные экстрактами из листьев вегетирующего табака Мамонт (а), экстрактами из листьев цветущего табака Мамонт (б)

На рис. 174 показаны растения табака Мамонт, из листьев которых были получены экстракты, и на рис. 175 апексы проростков мари красной, обработанные этими экстрактами в пенин-дуктивных условиях непрерывного света.

Ниже приводим результаты 3 опытов. В первом из них на 25-й день опыта все 35 сеянцев, обработанные водным раствором активной фракции, полученной из листьев цветущих растений табака Мамонт, образовали бутоны. Контрольные сеянцы (35), обработанные раствором веществ из листьев вегетирующих растений и приготовленных тем же методом, как из цветущего табака, а также сеянцы (35), обработанные водой, бутонов не образовали.

Таблица 10

Влияние экстрактов из листьев табака Мамонт на дифференциацию апексов проростков мари красной

Вариант	Оценка активности, балл			
	21—27.III 1975 г.	4—9.IX 1976 г.	12—17.II 1977 г.	5—10.X 1977 г.
Экстракты из листьев вегетирующего табака Мамонт	I	I	I	I
Экстракты из листьев цветущего табака Ма- монт	III	III	III	III
Контроль, вода	I	I	I	I

Этот опыт был продолжен дальше, и с течением времени на сеянцах, обработанных водным раствором активной фракции из листьев цветущих растений табака Мамонт, все бутоны распустились в цветки; к концу опыта их общее число достигало 489. За этот же период контрольные сеянцы, обработанные раствором веществ из листьев вегетирующих растений табака Мамонт и водой, образовали соответственно 58 и 71 бутон, видимых в лупу; лишь единичные из этих бутонов впоследствии раскрылись в цветки. Состояние сеянцев в конце эксперимента, который длился 35 дней, показано на рис. 176.

Образование бутонов на контрольных сеянцах мари свидетельствует, что в возрасте, превышающем 2 мес. и при систематической подрезке листочков сеянцы начинают приобретать способность к образованию бутонов и на непрерывном свете без каких-либо воздействий.

Второй опыт был поставлен с сеянцами в возрасте 18 дней и закончен через 40 дней. В течение этого периода сеянцы (25) обрабатывали растворами активной фракции из листьев цветущих растений табака, и все они образовали бутоны, тогда как контрольные сеянцы (22), обработанные растворами веществ из листьев вегетирующих растений табака, и сеянцы (22), обработанные водой, оставались в вегетативном состоянии.

Третий опыт был поставлен с сеянцами в возрасте 20 дней и закончен через 60 дней. В течение этого времени сеянцы (20), обрабатываемые экстрактами из цветущих растений табака Мамонт, образовали 90 бутонов и 12 цветков, а контрольные сеянцы мари красной, обрабатываемые экстрактами из листьев вегетирующего табака, и сеянцы, обрабатываемые водой, оставались в вегетативном состоянии.

Таким образом, в результате проведенных нами совместно с Н. Я. Григорьевой и В. Н. Ложниковой опытов удалось показать, что среди метаболитов листьев растений табака Мамонт,



Рис. 176. Сеянцы мари красной, выращенные на непрерывном свете и обработанные водными растворами веществ, содержащихся в очищенных экстрактах из листьев табака Мамонт (фото 25.1 1977 г.)

а — обработанные водой; *б* — обработанные водным раствором активной фракции 2; *в* — обработанные водным раствором веществ, полученных из листьев вегетирующих растений табака по методу, которым выделяли активную фракцию 2

цветущих на коротком дне, имеются биологически активные вещества, индуцирующие образование зачатков цветков у проростков и цветение у сеянцев мари красной в условиях непрерывного света, когда образование цветочных органов у этих растений не происходит [Чайлахян, и др., 1977].

В дополнительном опыте эксплантаты (отрезки стеблей нейтрального табака Трапезонд длиной 3—5 см) выращивали в культуре *in vitro* в течение 1 мес, выдерживали в испытуемых водных растворах в течение 4 ч.

Оказалось, что под влиянием веществ, экстрагированных из листьев цветущих растений табака Мамонт, на эксплантатах стеблей табака Трапезонд увеличивалось число цветочных почек и уменьшалось число вегетативных по сравнению с контролем. Под влиянием веществ, экстрагированных из листьев вегетирующих растений табака Мамонт, подавлялось образование цветочных почек.

Результаты, полученные в этой работе, свидетельствуют о том, что в листьях растений короткодневного табака Мамонт на разной длине дня образуются вещества, отличающиеся по морфогенетической активности: на коротком дне синтезируются преимущественно вещества, индуцирующие цветение растений, а на длинном дне — преимущественно вещества, ингибирующие цветение [Чайлахян и др., 1984].

Таким образом, в описанных выше опытах по изучению действия экстрактов из листьев цветущего табака Мамонт было показано, что среди метаболитов у этих растений имеются активные вещества, индуцирующие зацветание короткодневного растения — мари красной и увеличивающие процент зацветания почек у каллусов табака Трапезонд.

ВЛИЯНИЕ ЭКСТРАКТОВ АНТЕЗИНОВ ИЗ ЛИСТЬЕВ ВЕГЕТИРУЮЩИХ РАСТЕНИЙ ТАБАКА СИЛЬВЕСТРИС НА ЗАЦВЕТЕНИЕ ПРОРОСТКОВ И СЕЯНЦЕВ МАРИ КРАСНОЙ

Согласно нашей бикомпонентной гормональной гипотезе цветения [Чайлахян, 1982], в листьях длиннодневных розеточных форм растений в условиях неиндуктивного короткого дня присутствуют фитогормоны — антезины, но нет гиббереллинов, а этим растениям для образования стебля и зацветания они необходимы.

В связи с этим представлялось необходимым получить из листьев розеток экстракты, вызывающие цветение короткодневных растений, в листьях которых в неиндуктивных условиях антезинов не хватает.

Для экспериментальной проверки этого предположения мы на протяжении 4 лет (1980—1984 гг.) исследовали действие экстрактов из зрелых листьев вегетирующих розеточных растений длиннодневного табака сорта Сильвестрис на короткодневные вегетирующие растения мари красной в неиндуктивных условиях. Опыты проводили как с проростками, так и сеянцами. В 5 опытах с проростками мари красной, проведенных в неиндуктивных для их зацветания условиях, среди хроматографических фракций,



Рис. 177. Сеянцы мари красной, выращенные на непрерывном свете и обработанные растворами веществ, содержащихся в очищенных экстрактах из листьев вегетирующих розеток табака Сильвестрис, выращенных на коротком дне

а — обработанные водой,
б — обработанные активной фракцией из листьев табака Сильвестрис



полученных из экстрактов листьев вегетирующего розеточного растения табака Сильвестрис, была обнаружена одна активная фракция. Эта фракция была вымыта смесью хлороформ:метанол (9:1), имела R_f , равный 0,2—0,4, в системе хлороформ:метанол (92:8) и обладала устойчивой активностью, оцениваемой в 2—3 балла во всех 5 проведенных опытах при контроле (вода) с оценкой в 1 балл.

Сеянцы мари красной в обоих опытах выращивали в вазонах с почвой в тех же условиях факторостатных камер, что и проростки. Обработку сеянцев начинали в возрасте 20—30 дней. Все условия проведения опытов, обработки и просмотра апексов были такими же, как при испытании активности экстрактов из листьев цветущего табака Мамонт.

У сеянцев, получавших водный раствор активной фракции экстракта из листьев розеточной вегетирующей формы длиннодневного табака Сильвестрис, появлялись бутоны и цветки. Контрольные сеянцы, обработанные водой, до конца опыта вегетировали. Состояние сеянцев к концу этого эксперимента показано на рис. 177.

В результате проведенных опытов удалось выяснить, что среди метаболитов листьев вегетирующих растений табака Сильвестрис (в условиях неблагоприятного для цветения короткого дня) имеются физиологически активные вещества, индуцирующие образование зачатков цветков у проростков и цветение у сеянцев мари красной в условиях непрерывного света, когда образования цветочных органов у этих растений не происходит [Чайлахян и др., 1984].

Таким образом, эксперименты по обнаружению и извлечению из растений табаков эндогенных гормонов цветения типа антезинов, которые ответственны за цветение короткодневных растений, показали, что в листьях растений цветущего на благоприятном коротком дне табака Мамонт и, что особенно важно, в листьях вегетирующего на неблагоприятном коротком дне табака Сильвестрис имеются физиологически активные метаболиты, способствующие цветению проростков и сеянцев мари красной в неиндуктивных условиях.

Активные вещества, индуцирующие образование зачатков цветков у проростков мари красной в условиях непрерывного света, были обнаружены и таким же способом извлечены из цветущих растений хны (*Lawsonia inermis* L.). Подобных метаболитов в листьях вегетирующих растений хны не обнаружено [Ложникова и др., 1986].

ГИББЕРЕЛЛИНЫ И АНТЕЗИНЫ В БИКОМПОНЕНТНОМ КОМПЛЕКСЕ ФЛОРИГЕНА

В целом опыты с экстрактами эндогенных гиббереллинов и антезинов явились одним из прямых подтверждений гипотезы бикомпонентного комплементарного гормонального комплекса цветения — флоригена.

Доказательства в отношении гиббереллинов были приведены в опытах, где из листьев цветущего на длинном дне табака Сильвестрис и из листьев вегетирующего на длинном дне табака Мамонт были извлечены гиббереллины и нанесены на вегетирующие растения рудбекии, содержащие антезины, в результате чего произошло формирование стеблей и цветение растений рудбекии [Чайлахян, Ложникова, 1960] (рис. 178). В последнем случае произошло суммирование гиббереллинов, находящихся в экстрактах из листьев вегетирующего табака Мамонт, с антезинами, содержащимися в вегетирующих розетках рудбекии, что вызвало цветение рудбекии.

Доказательства в отношении веществ типа антезина были получены в опытах, где из листьев цветущих на коротком дне растений табака Мамонт и из листьев вегетирующих на коротком дне растений табака Сильвестрис были извлечены антезины и перенесены на вегетирующие на непрерывном свете растения мари красной, имеющих гиббереллины, в результате чего наступило цветение мари красной [Чайлахян и др., 1984] (рис. 179).

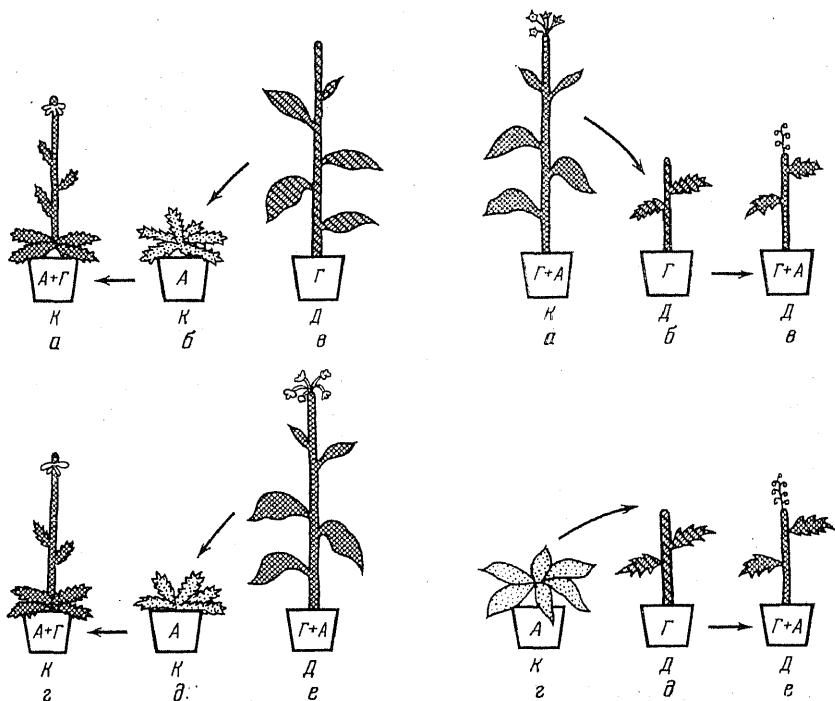


Рис. 178. Влияние экстрактов из листьев короткодневного вегетирующего растения табака Мамонт и длиннодневного цветущего растения табака Сильвестрис на цветение рудбекии

- а, б — цветущая рудбекия на коротком дне (К);
 б, в — вегетирующая рудбекия на коротком дне (К);
 в — вегетирующий табак Мамонт на длинном дне (Д);
 в — цветущий табак Сильвестрис на длинном дне (Д)

Рис. 179. Влияние экстрактов из листьев короткодневного цветущего табака Мамонт и длиннодневного вегетирующего табака Сильвестрис на цветение мари

- а — цветущий Мамонт на коротком дне (К); а — вегетирующий Сильвестрис на коротком дне (К); б, в — вегетирующая мари на длинном дне (Д); в, в — цветущая мари на длинном дне (Д)

В последнем случае произошло суммирование антезинов, находящихся в экстрактах из листьев вегетирующего табака Сильвестрис, с гиббереллинами, содержащимися в вегетирующих растениях мари красной, — наступило цветение мари.

В этих обоих случаях и растение-донор, из которого получен экстракт, и растение-рецептор, в которое вводится экстракт, вегетируют и цветение рецептора наступает в результате сочетания действия двух веществ — одного компонента, находящегося в экстракте донора, и другого компонента, имеющегося в тканях рецептора.

Все эти результаты являются существенным подтверждением гипотезы флоригена как бикомпонентного комплементарного комплекса гормонов цветения: гиббереллинов, непосредственно участвующих в формировании цветочного стебля, и антезинов — веществ, непосредственно влияющих на образование цветков.

Подобного рода результаты ранее были получены в некоторых опытах с прививками двух вегетирующих компонентов — подвоя и привоя, в результате чего начиналось цветение побегов.

Так, было найдено, что прививка стеблей вегетирующих растений короткодневного сорта табака Мамонт на длинном дне к розеточным растениям двухлетней белены (*Hyoscyamus niger*) первого года жизни привели к стеблеванию и цветению белены [Melescheg, 1939]. Впоследствии были произведены обратные прививки розеточных растений двухлетней белены на стеблевые вегетирующие растения табака Мамонт в условиях длинного дня, в результате чего привои белены формировали стебли и цвели под влиянием подвоев [Chailakhyan, 1968]. Особенно доказательны данные по прививкам двух вегетирующих компонентов коротко-длиннодневного вида *B. daigremontianum* — длиннодневного подвоя и короткодневного привоя: срединные побеги, находящиеся между листьями привоя и подвоя, зацветали за счет веществ, притекающих из обоих вегетирующих компонентов [Чайлахян, Янина, 1973].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установление автономного и индуцированного механизмов регуляции цветения способствовало развитию концепции флоригена и прибавило к его определению как бикомпонентного комплекса гормонов цветения новое представление о комплементарности, состоящейся из сочетания гормонов, возникающих в онтогенезе в разных органах: в листьях в результате благоприятного фотопериодического воздействия или других факторов внешней среды и гормонов, генетически свойственных различным биотипам растений, образующихся во всех органах, в том числе и в апикальной меристеме стебля.

Поэтому схема комплементарности комплекса флоригена отличается тем, что в нее включены гормоны, генетически свойственные растениям, т. е. гормоны автономной регуляции, в дополнение к гормонам, индуцированным внешним фотопериодическим воздействием в рецепторных органах — листьях.

Однако в этой гипотезе полностью сохраняется определение флоригена как бикомпонентного комплекса гормонов цветения, состоящего из 2 групп — гиббереллинов и антезинов, и материальное обоснование обоих гипотез могло быть достигнуто только с помощью непосредственных доказательств, связанных с экстрагированием этих веществ из одних растений и введением их в другие растения.

Такие опыты были выполнены с экстрактами эндогенных гиббереллинов и антезинов, и это явилось прямым подтверждением как бикомпонентности флоригена, так и автономного и индуцированного механизмов образования обоих компонентов флоригена.

Следует подчеркнуть, что при рассмотрении результатов экспериментов с экстрактами во всех наблюдаемых явлениях выводы относительно гиббереллинов как действующего начала в экстрактах, вызывающих формирование стебля и цветков у рудбекии в условиях короткого дня, можно считать доказанными, поскольку такой же эффект вызывает у розеток рудбекии воздействие препарата гиббереллина. Вместе с тем вывод относительно антезинов как действующего начала в экстрактах, вызывающих цветение у мари красной в условиях непрерывного света, остается предположительным, поскольку в наших руках нет препарата, который вызывал бы подобный эффект цветения у мари красной.

Гиббереллины обладают необычайно высокой и устойчивой активностью индукции цветения у множества растений — длиннодневных, длинно-короткодневных, коротко-длиннодневных видов, озимых форм, двухлетников, многолетников и других видов. Среди фитогормонов гиббереллины занимают особое место, так как они представлены различными формами, имеющими общую структуру, в то время как ауксины и цитокинины представлены лишь несколькими соединениями, а АБК и этилен одним. Это придает значительную пластичность гиббереллинам в степени их эффекта на цветение различных видов.

Все это дает основание предположить, что вещества типа антезинов тоже должны представлять собой общую группу гормональных веществ, состоящую из множества форм, обладающих общей структурой, пластичностью превращений и спецификой действия, выраженной в разной степени.

В связи с этим перспективными представляются дальнейшие исследования в двух направлениях: идентификация и распознавание химической природы веществ типа антезина и дальнейшая систематическая постановка физиологических опытов по извлечению веществ цветения из одних растений — доноров и испытание их на других растениях — рецепторах.

ФИТОГОРМОНЫ И ДРУГИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ, РЕГУЛИРУЮЩИЕ ЦВЕТЕНИЕ

Основу гормональной системы растений составляют 5 групп фитогормонов: 1) ауксины, 2) гиббереллины, 3) цитокинины, 4) абсцисины и 5) этилен. Из всех этих фитогормонов только гиббереллины индуцируют цветение в неблагоприятных условиях у широкого круга растений, включая длиннодневные, длинно-короткодневные и коротко-длиннодневные виды, озимые формы и сеянцы двухлетников и многолетников, обеспечивая первую фазу цветения — формирование и рост цветочных стеблей. Гормоны, обеспечивающие прохождение второй фазы — образование цветков, т. е. вещества типа антезинов, пока еще химически не идентифицированы и представление о них базируется на основе биологических реакций в опытах с прививками и с экстрактами растений.

Поэтому совершенно понятны многочисленные исследования по выяснению роли фитогормонов, их синтетических аналогов и других физиологически активных соединений в процессе зацветания растений.

Распознавание свойств известных нам фитогормонов уже теперь отчетливо указывает на их ярко выявленную поливалентность, т. е. многогранность влияния на формообразовательные процессы, в том числе и на цветение.

Поэтому чрезвычайно важно систематизировать все те факты, которые указывают на химическую регуляцию цветения, что было сделано в ряде специальных монографий [Lang, 1965; Evans, 1969; Vince-Prue, 1975; Bernier et al., 1981a, b; Takimoto, Harada, 1985] и обзорных статьях [Lang, 1960; Searle, 1961; Evans, 1969; Zeevaart, 1976].

АУКСИНЫ

Ауксины, как и другие фитогормоны, обладают поливалентностью действия и оказывают влияние на целый ряд ростовых и морфогенетических процессов, на основании этого некоторые исследователи [Холодный, 1939] считали, что ауксины регулируют

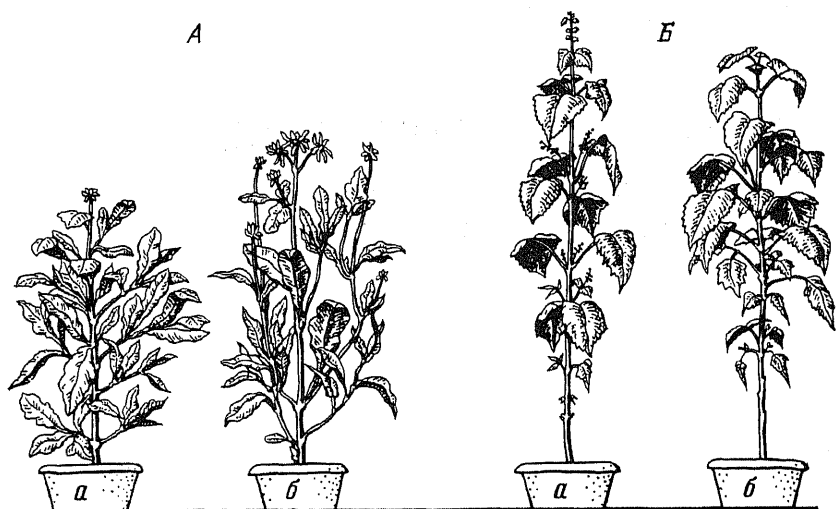


Рис. 180. Влияние ауксинов на рост и цветение рудбекии и периллы красной
 А — растения рудбекии, получившие 12-дневную фотопериодическую индукцию длинным днем: а — контроль, б — растение, верхушечную почку которого обрабатывали раствором гетероауксина; Б — растения периллы красной, все время находившиеся на коротком дне: а — контроль, б — растение, верхушечную стеблевую почку которого обрабатывали раствором альфа-нафтилуксусной кислоты

образование не только вегетативных органов, но и переход растений к цветению.

Экспериментальная проверка не подтвердила предположение, что ауксины являются одновременно и гормональными веществами цветения, но вместе с тем показала, что эти вещества оказывают количественное регулирующее действие, ускоряя или задерживая уже начавшийся процесс цветения. Первые аналитические определения, выполненные методом биотестов, показали, что образование ауксинов в верхушечных частях стеблей всех растений независимо от характера их фотопериодической реакции связано не с зацветанием, а с непосредственным влиянием длины дня и идет интенсивнее у тех растений, которые находятся на длинном дне [Чайлахян, Жданова, 1938; Жданова, 1947; Bonner, 1940]. В дальнейшем в ряде работ была установлена связь между снижением уровня свободного ауксина и переходом растений к цветению [Сергеева и др., 1986; Cook, 1954; Pavlova, Krekule, 1984], например, в стеблях фотопериодически нейтрального табака Трапезонд выявлен градиент содержания ауксина, противоположный физиологическому градиенту цветения [Хажаян, Чайлахян, 1976; Сергеева и др., 1986].

Ни в одном из экспериментов воздействием растворами ауксинов не приводило к образованию цветочных органов у вегетирующих однолетних растений. В условиях же благоприятной длины

дня или при индукции оптимальными фотопериодами цветение длиннодневных видов — рудбекии, белены и ячменя — несколько ускорялось, а цветение короткодневных видов — дурнишника, каланхое, мари и периллы — несколько задерживалось [Чайлахян, Хлопенкова, 1961; Leopold, Thimann, 1949; Lang, Liverman, 1954; Bonner, Thurlow, 1949; Bonner, Liverman, 1953; Hamner, Nanda, 1956; Salisbury, 1957; Krekule, Seidlova, 1973, 1977] (рис. 180).

Вместе с тем у короткодневных видов — дурнишника, сои и периллы масличной и краснолистной — с помощью высоких концентраций таких ингибиторов роста, как триодбензойная кислота и гидролизат малеиновой кислоты, удалось стимулировать цветение при резком подавлении их роста [Чайлахян, 1956 в; Козлова и др., 1960; Galston, 1947; Bonner, 1949].

Наиболее значительные факты по влиянию ауксинов на развитие растений были установлены в двух случаях.

На Сочинской опытной станции Н. Г. Холодный вместе с сотрудниками [Холодный, 1956] проводил опыты, в которых жировые побеги плодоносящих деревьев Новоафонского лимона опрыскивали слабым (0,1%) раствором α -нафтилуксусной кислоты или верхушечные части побегов (на 6–8 см ниже верхушек) обрабатывали смесью этого препарата с лаполином. В результате такой обработки жировые побеги начинали цвести и плодоносить, тогда как такие же контрольные побеги оставались в вегетативном состоянии.

На Гавайских островах, в Майягезе, на плантациях ананасов Ван-Овербек [Overbeek, 1946] обрабатывал растения ананасов сорта Кабезона слабыми растворами (5 мг/л) α -нафтилуксусной и 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислот. В результате все растения, а их были сотни, через 6–8 нед после обработки зацветали, а через 5 мес на них созревали крупные плоды. Контрольные же, необработанные растения цвели и давали плоды только через 1,5–2 года. Время цветения и созревания плодов после обработки наступало настолько точно, что можно было заранее предусмотреть срок сбора урожая плодов ананасов на плантациях. Такой способ регулирования плодоношения ананасов нашел широкое применение.

Зацветание жировых побегов Новоафонского лимона и раннее зацветание ананасов можно объяснить ярко выраженным свойством синтетических ауксинов — α -нафтилуксусной и 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты — повышать аттрагирующую способность тканей. В силу этого к верхушкам жировых побегов лимона и к центральным почкам ананасов, обработанных этими препаратами, устремляется интенсивный поток гормональных и пластических веществ из тканей стеблей и листьев, под влиянием которых начинается образование цветочных органов. Таким образом, в этих двух случаях проявляется косвенное влияние ауксинов на цветение растений.

Но в целом из многочисленных данных, полученных в этом направлении, видно, что ауксины и синтетические ростовые пре-

параты, обладающие функцией ауксинов, не играют решающей роли в зацветании однолетних растений и их нельзя рассматривать как прямые регуляторы цветения.

ЦИТОКИНИНЫ

С 50-х годов внимание многих исследователей было обращено на производные обмена нуклеиновых кислот, так как некоторые из них оказались веществами, в сильной степени влияющими на ростовые и формообразовательные процессы и обладающими высокой физиологической активностью. Наиболее активными оказались пуриновые и пиридиновые основания, один из аналогов которых — кинетин, выделенный в лаборатории Скуга [Miller et al., 1955] из дезоксирибонуклеиновой кислоты животного происхождения, отличался особенно высокой активностью и оказался новым фитогормоном [Deysson, 1958]. Роль этих соединений для процессов роста оказалась весьма значительной, она гораздо менее выяснена для процессов перехода растений к цветению, однако и в этом направлении имеются определенные данные.

Цитокинины могут вызывать как стимулирующее, так и ингибирующее действие на цветение отдельных видов [Bernier et al., 1981b]. Стимуляторные эффекты проявляются чаще, чем ингибиторные. Характер действия кинетина на цветение зависит от способа обработки растений [Bernier et al., 1979]. Например, 6-БАП стимулирует цветение горчицы при обработке апекса и ингибирует при обработке корневой системы. По мнению Бернье и др. [Bernier et al., 1981], цитокинины, стимулируя митозы и активируя цветение горчицы, возможно, являются компонентом флорального стимула. Вместе с тем у других видов цитокинины оказывают ингибирующее действие на цветение [Michniewicz, Kamenska, 1965; Chouard, Tran Thanh Van, 1970; Miginiac, 1978; Fontaine et al., 1977; Krekule, Seidlova, 1977].

В наших опытах [Чайлахян, Хлопенкова, 1961], а также в опытах Лона и Бочи [Lona, Bocchi, 1957] опрыскивание верхушечных частей растений периллы красной слабым раствором кинетина, аденина, гуанозина и аденозина при 10–12-дневной индукции коротким днем приводило к цветению, тогда как контрольные экземпляры только начинали образование бутонов (рис. 181). Ускорение цветения было найдено также у ипомеи при воздействии кинетином, урацилом и гуанозином [Ogawa, King, 1979]. Кинетин и бензиладенин индуцировали цветение проростков *Pharbitis nil* на длинном дне [Shinozaki, Takimoto, 1982]. Цветение на коротком дне было вызвано у растений *Arabidopsis thaliana* при обработке их кинетином [Michniewicz, Kamenska, 1965]. Обработкой растений бензил-аденином и гибберелловой кислотой стимулировали цветение хризантемы *Chrysanthemum morifolium* [Pharis, 1972; Bennink, 1974].

Более отчетливые результаты были получены с периллой и ипомеей при выращивании изолированных верхушечных почек в

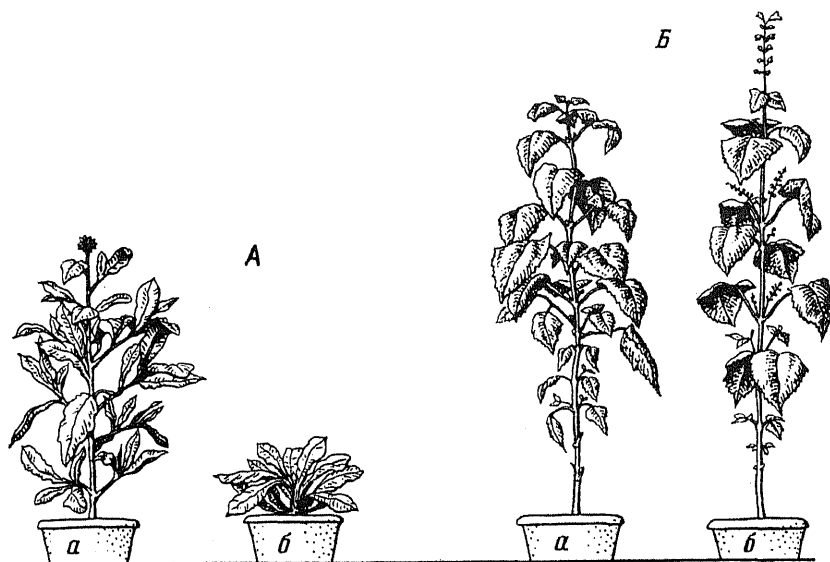


Рис. 181. Влияние кинетина на рост и цветение рудбекии и периллы красной
 А — растения рудбекии, получившие 12-дневную фотопериодическую индукцию длинным днем: а — контроль, б — растение, верхушечную стеблевую почку которого обрабатывали раствором кинетина; Б — растения периллы красной, получившие 12-дневную фотопериодическую индукцию коротким днем: а — контроль, б — растение, верхушечную часть которого обрабатывали раствором кинетина

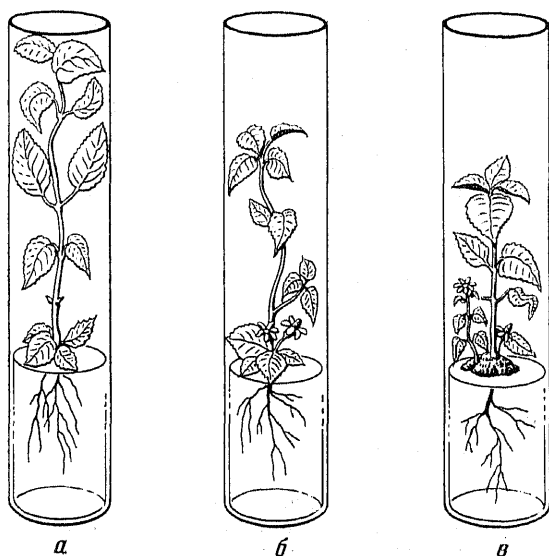


Рис. 182. Рост периллы красной в изолированной культуре в пробирках на питательной среде Уайта в условиях длинного дня

а — контроль,
 б — аденин (0,001 г/л);
 в — кинетин (0,001 г/л)

пробирках на питательной среде Уайта или Готре. Если в агаровый субстрат к питательной среде добавляли в очень малых количествах отдельно взятые кинетин, аденин, гуанозин и аденозин или смесь нуклеотидов рибонуклеиновой кислоты (с гидролизатом казеина и без него), то развивающиеся из почек миниатюрные растения начинали цвести в условиях постепенно укорачивающегося естественно длинного дня, при котором контрольные растения долгое время оставались в вегетативном состоянии [Чайлахян, Бутенко, 1959] (рис. 182).

Различие в опытах с целыми растениями периллы, когда эффект действия кинетина проявляется только при индукции коротким днем, и с изолированными верхушечными почками, когда эффект был и без специальной индукции, объясняется, вероятно еще значительно меньшим числом листьев в пробирочной культуре, которые на длинном дне оказывают задерживающее влияние. Это соображение получило подтверждение: верхушечные почки периллы при выращивании их на среде Уайта без добавления активных веществ в условиях длинного дня давали через длительный период времени зачатки цветков [Raghavan, Jacobs, 1961]. Воздействие кинетином и смесью нуклеотидов на стеблевые почки на целых растениях рудбекии (длиннодневного вида) или на почки, изолированные и перенесенные в пробирочные культуры, приводило к подавлению роста стебля, длительному сохранению розеточной формы и задержке цветения [Чайлахян, Хлопенкова, 1961; Бутенко, 1964].

Значительную роль в образовании цветков и вегетативных почек играет кинетин в модельных системах, разработанных в культуре *in vitro*. Это было показано в целом ряде исследований [Skog, Miller, 1957; Aghion Prat, 1965; Chailakhyan et al., 1975], выполненных на стеблевых каллусах фотопериодически нейтральных сортов табака. В опытах со стеблевыми эксплантатами табака Трапезонд выявлено, что наиболее благоприятными для образования цветочных почек являются содержание кинетина в среде культивирования — 1 мг/л и в 10 раз меньшее содержание ауксина — 0,1 мг/л [Аксенова и др., 1984].

Довольно ярко выявляется значительная роль цитокининов в модельной системе, разработанной в культуре *in vitro* [Tran Thanh Van, Trinh, 1978], когда 2—3-слойная культура эпидермиса тканей нейтрального табака Висконсин 38 оказывается способной к образованию цветков, корней и других органов при определенном соотношении цитокининов и ауксинов, а также уровне содержания сахаров. Если иметь в виду, что в эпидермисе содержится большое количество лектинов — веществ, способствующих проявлению действия фитогормонов, то представляется очевидным, что эта система изучения морфогенеза и цветения является весьма перспективной.

Прямое влияние цитокининов на образование соцветий было продемонстрировано в опытах на виноградной лозе (*Vitis vinifera*) [Srinivasan, Mullins, 1979; Mullins, 1979]. С помощью ска-

ирующей электронной микроскопии авторами было показано, что соцветия и усики представляют собой гомологичные органы и возникают из общих зачатков, образующихся в верхушечной и боковых меристемах. Зачатки, которые подвержены повторному ветвлению, дают соцветия, тогда как зачатки с ограниченным ветвлением вырастают в усики. Усики могут быть превращены в соцветия путем индукции повторного ветвления, вызываемого экзогенно вводимыми цитокининами. Таким образом, вместо усиков у саженцев и сеянцев с помощью цитокининов были получены зрелые грозди винограда с жизнеспособными семенами.

Изучение динамики активности эндогенных цитокининов — зеатина и рибозида зеатина — в листьях и корнях табаков при фотопериодической индукции показало, что в начале индукции возрастает активность этих веществ в корнях, а затем уже в листьях [Ложникова и др., 1985; Lozhnikova et al., 1986].

ЭТИЛЕН

Этилен в отличие от других фитогормонов является газообразным соединением. Он обладает многообразными физиологическими функциями: регулирует период покоя, прорастание, деление и растяжение клеток, способствует старению тканей, благодаря чему ускоряется опадение листьев и генеративных органов. Широко известен этилен как фактор ускорения созревания плодов (Ракитин, 1950).

Получены прямые доказательства непосредственного влияния этилена на цветение растений — это индукция цветения у ананаса и других видов бромелиевых [Van-Overbeek, 1946]. Однако такая реакция на этилен обнаружена у очень небольшого числа растений других семейств [Bernier et al., 1981b]. Этилен стимулировал в отдельных опытах цветение свинчатки, цикория и в то же время ингибировал цветение дурнишника [Abeles, 1967] и других растений. Поскольку ауксины индуцируют образование этилена в целом ряде растительных тканей, предполагают, что большая часть эффектов ауксина на цветение обусловлена действием этилена. Однако некоторые данные противоречат этому предположению, например, показано, что ауксин и этилен противоположным образом действуют на цветение свинчатки [Nitsch C., Nitsch J., 1969].

По данным Зееварта [Zeevaart, 1978], в момент обработки этиленом на растениях должны быть листья, так как предполагают, что местом действия этилена являются листья и этилен действует только в течение второй половины темнового периода в условиях короткого дня. В настоящее время в большей мере используются продуценты этилена, в первую очередь этрел, или этефон (2-хлорэтилфосфоновая кислота). Преимущество этрела заключается в том, что, легко проникая в ткани растения, он постепенно подвергается деградации и выделяет свободный этилен.

АБСЦИЗИНЫ

Ингибиторы терпеноидной природы — гормон абсцизовая кислота (АБК) и ее производные — абсцизины впервые были выделены из стенок коробочек хлопчатника [Addicott, 1965] как вещества, вызывающие опадение плодов и листьев, но впоследствии было установлено, что они задерживают ростовые процессы растений и, кроме того, побуждают растения к периоду покоя, из-за чего получили также название дорминов.

Данные по влиянию АБК на цветение растений не отличаются определенностью. Первые работы [Wareing, El-Antably, 1970; El-Antably et al., 1967; Harada et al., 1971] указывали на стимуляцию цветения некоторых короткодневных видов на длинном дне и подавление цветения длиннодневных на длинном дне под влиянием АБК.

В дальнейшем оказалось, что АБК вызывает цветение у растений только двух короткодневных видов: многолетнего *Ribes nigrum* [El-Antably, Wareing, 1966] и *Lemna paucicostata*, причем у последнего при определенном составе питательной среды. В остальных же случаях наблюдалось стимулирующее действие АБК на цветение некоторых короткодневных видов только в условиях частичной индукции — ипомеи *Pharbitis nil* [Wareing, El-Antably, 1970; Harada et al., 1971; Nakayama, Hashimoto, 1973] и свинчатки (*Plumbago indica*) [Nitsch, 1968].

Изучение баланса фитогормонов в ходе фотопериодической индукции показало, что изменения в содержании фитогормонов, стимулирующих и ингибирующих рост (гиббереллины и абсцизины) на длинном и коротком дне у длиннодневных и короткодневных видов, складываются противоположным образом. Содержание абсцизинов по мере получения длиннодневной индукции и перехода к цветению падает у длиннодневного табака Сильвестрис и, наоборот, по мере короткодневной индукции и перехода к цветению возрастает у табака Мамонт [Ложникова и др., 1982].

Есть основание предположить, что влияние АБК, стимулирующее цветение некоторых короткодневных видов и задерживающее цветение длиннодневных видов, имеет косвенный характер и связано с торможением ростовых процессов. Так, в наших опытах наблюдалось небольшое ускорение зацветания короткодневного вида *Chenopodium rubrum* под влиянием АБК и оно происходило за счет задержки ростовых процессов [Lozhnikova et al., 1981]. Некоторая задержка цветения рудбекии, как и других длиннодневных видов, под влиянием АБК объясняется, скорее, ее ингибирующим действием на рост стебля и не связано с непосредственным влиянием АБК на инициацию цветения растений [Bernier et al., 1981b].

Таким образом, влияние абсцизинов на цветение растений проявляется чаще всего при одновременной фотопериодической индукции и сопряжено с действием АБК на ростовые процессы растений.

ФЕНОЛЫ

В химической регуляции процессов роста и цветения растений, кроме фитогормонов, играют значительную роль такие ингибиторы фенольной природы, как паракумаровая, хлорогеновая, салициловая кислоты и кумарин. Ингибиторы фенольной природы подавляют рост растягивающихся клеток, прорастание семян и распускание почек. Действие фенолов на цветение обнаружено на очень ограниченном числе видов и в условиях пороговой индукции. В наших опытах не обнаружено влияние фенольных соединений на цветение рудбекии и периллы.

Поле [Paulet, 1965] обнаружил стимуляцию образования цветков у эксплантатов цикория и табака под влиянием некоторых фенолов. В последнее десятилетие активизировались работы по изучению действия на цветение такого фенола, как салициловая кислота [Cleland, Tanaka, 1979].

Найдено, что, подобно тому как этилен специфически действует на ускорение цветения бромелиевых, салициловая кислота оказывает регулирующее действие на цветение растений из семейства рясковых Lemnaceae, обладающих специфическими чертами метаболизма, и не действует на другие растения.

В качестве одного из модельных растений для исследования регуляции цветения была предложена *Lemna gibba* G₃. У этого вида ряски наибольшую стимуляцию цветения вызывали салициловая и бензойная кислоты [Cleland, 1982]. Цветение растений этого же вида ряски на длинном дне происходило весьма интенсивно на среде Хоглэнда, но полностью задерживалось на среде Хамнера, которая создавала, по-видимому, условия, неблагоприятные для цветения; они преодолевались при добавлении в среду салициловой кислоты, в результате чего наступало интенсивное цветение растений [Tanaka et al., 1979].

Салициловая кислота вызывает также цветение и у двух форм короткодневного вида *L. paucicostata*, а также у растений из двух других родов этого же семейства: короткодневной *Wolffia microscopica* и не зацветающей ни на коротком, ни на длинном дне *Spirodela polyrrhiza*. Все эти данные свидетельствуют о том, что у представителей семейства рясковых в связи с особенностями их метаболизма и морфогенеза салициловая кислота играет существенную роль в обмене веществ, предшествующем зацветанию этих растений. Салициловая и бензойная кислоты и некоторые близкие к ним соединения стимулируют цветение у ряда различных Lemnaceae [Cleland, Ajami, 1974; Cleland, Tanaka, 1979; Watanabe, Takimoto, 1979; Khurana, Maheshwari, 1980; Kaihara et al., 1981; Cleland et al., 1981].

Недавно из экстрактов *L. paucicostata* 151 и 381 и *L. gibba* G₃ удалось получить вещество, способное индуцировать цветение у *L. paucicostata* 151, которое было идентифицировано как пикотиновая кислота. Было показано, что никотиновая кислота ускоряет цветение этих растений при выращивании их на непрерывном

свету. Изучение содержания салициловой, бензойной и никотиновой кислот в растениях показало, что салициловая кислота в отличие от других или отсутствует, или же присутствует у рясковых в очень низких количествах [Fujioka et al., 1986].

В целом цветение не контролируется фенолами, но они принимают участие в количественной регуляции этого процесса наряду с другими соединениями гормональной природы. Особая роль фенолов в цветении растений рода рясковых, вероятно, связана с особенностями метаболизма этих растений.

СТЕРОИДЫ

Изучение влияния стероидов на процесс цветения основано на том предположении, что гормоны, регулирующие репродуктивное развитие растений, могут принадлежать к той же группе химических соединений, которая включает половые гормоны животных.

Еще в ранней работе Шуара было найдено ускорение цветения *Aster sinensis* под влиянием эстрадиола. Однако в дальнейшем оказалось, что опыты со стероидами очень трудно воспроизводимы. У *Salvia splendens* эстрагеноподобное соединение, выделенное из цветущих растений, стимулировало цветение в пептидных условиях [Kopcewicz, Porazinski, 1974]. Вегетирующие растения *Silene armeria*, обработанные либо стероидным глюкозидом, экстрагированным из цветущих растений *Silene*, либо ГК₃, проявляют очень слабую реакцию цветения. Однако эффекты некоторых стероидов, обнаруженные у отдельных видов, не подтвердились в дальнейших исследованиях [Bernier et al., 1981b].

В связи с этим внимание исследователей вновь привлекли ингибиторы цветения. Представления о них, как и раньше, основывались на том, что в листьях растений, находившихся на неблагоприятной длине дня, возникают вещества, задерживающие цветение побегов [Schwabe, 1959; Thomas, 1961; Evans, 1960b; Searle, 1961; Salisbury, 1963]. В этом направлении заслуживает внимания работа Боннера и др. [Bonner et al., 1963], которым удалось задержать цветение дурнишника и ипомеи ингибиторами биосинтеза стероидов, вследствие чего они пришли к выводу о том, что веществами, необходимыми для зацветания растений, являются стеролы. Однако, поскольку авторам не удалось снять задержку цветения с помощью препаратов стеролов и получить подтверждающие аналитические данные о различии в содержании стеролов у вегетирующих и цветущих растений, можно думать, что взятые ингибиторы задерживают не только синтез стеролов, но и другие процессы. Таким образом, предположение об ингибиторах синтеза стероидов как специфических ингибиторах цветения растений экспериментального обоснования не получило.

Тем не менее идея о том, что стероиды могут стимулировать цветение растений, поддерживается данными анализов содержа-

ния стероидов, указывающими на увеличение их уровня к периоду зацветания растений.

Последующее испытание стероидов, таких, как эстрадиол, эстрон и тестостерон, на интактных растениях и в опытах *in vitro* не показало их действия на цветение растений, хотя сами авторы допускают, что причиной этому могло быть плохое проникновение этих веществ в растения [Jones, Roddick, 1985].

ВИТАМИНЫ

После открытия витаминов накапливались факты, показывающие, что витамины вызывают изменения в обмене веществ, влияя на многие физиологические процессы, в том числе на рост и развитие растений. Нами были проведены опыты по выяснению роли каротина и каротиноидов в целом в процессе фотопериодической реакции цветения растений. В одних опытах содержание каротиноидов в побегах и листьях растений искусственно уменьшалось, в других, наоборот, увеличивалось. Уменьшение содержания каротиноидов и одновременно хлорофилла достигалось путем культивирования растений проса и сои в водных культурах на питательной среде без железа; при этом содержание хлорофилла в листьях уменьшалось в 5 раз, а каротина и ксантофилла — в 2—3 раза. Выяснилось, что хлорозные растения проса и сои восприимчивы к фотопериодическому воздействию в такой же мере, как и зеленые растения [Чайлахян, 1941б].

Опыты по влиянию повышенного содержания каротина проводились нами [Чайлахян, 1950б] с периллой красной (*Perilla pankinensis*), рудбекией (*Rudbeckia bicolor*) и хризантемой в условиях естественного дня. Смесью ланолиновой пасты с каротином смазывали места срезов листовых черешков на главном стебле растений. Влияние каротина сказалось весьма отчетливо на ростовых и формообразовательных процессах растущих побегов.

Наиболее существенные изменения в росте и формообразовательных процессах выявились у хризантемы мелкоцветной в условиях длинного дня: рост побегов сильно задержался, междоузлия укоротились, листья стали более темно-зелеными, жесткими и уменьшились от основания к верхушке, на которой зачатков цветков не образовалось. Такой же результат был получен при обработке срезов листовых черешков у крупноцветной хризантемы Белый Драбль ланолиновой пастой с порошком из рылец шафрана, богатых каротиноидами. Побеги хризантемы становились похожими на побеги, которые подвергались влиянию короткого дня и переходили к цветению, что обычно сочетается с постепенным укорочением междоузлий и уменьшением размеров листьев перед появлением цветков. Это дает основание предположить, что вегетативный эффект короткого дня, обуславливающий зацветание хризантемы, определяется каротиноидами (рис. 183).



Рис. 183. Влияние каротиноидов на рост побегов крупноцветной хризантемы сорта Белый драбль (фото 22.IX 1949 г.)

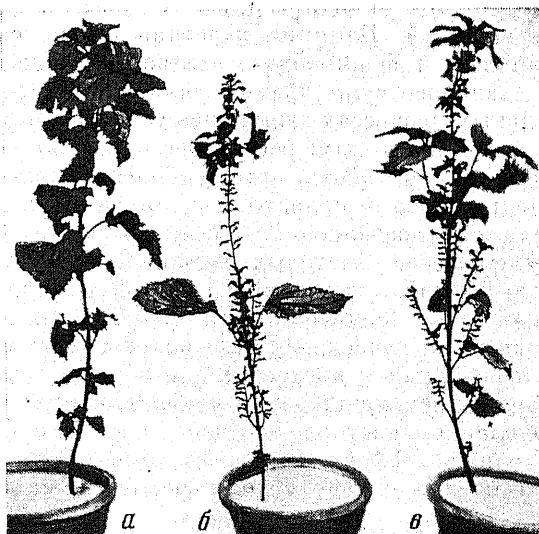
Побег *справа* обработан через срезанную поверхность черешка кроющего листа ланолином в смеси с порошком из рылец шафрана; побег *слева* — контрольный, обработан чистым ланолином

Рис. 184. Влияние аскорбиновой кислоты на рост и цветение рудбекии

а — контроль, опрыскивали водой, *б* — растение опрыскивали 0,1%-ным раствором аскорбиновой кислоты

Рис. 185. Влияние тиамина и никотиновой кислоты на рост и цветение периллы красной

а — контроль, опрыскивали водой,
б — растение опрыскивали 0,1%-ным раствором тиамина,
в — растение опрыскивали 0,1%-ным раствором никотиновой кислоты



В отличие от каротиноидов водорастворимые витамины — витамины С, В₁, биотин, никотиновая кислота и другие — стимулируют рост растений. Оказалось, что обработка семян гороха, фасоли, бобов, винограда, хлопчатника, пшеницы, подсолнечника, редиса водными растворами витаминов С, В₁ и никотиновой кислоты ускоряет прорастание семян, рост проростков и урожайность растений, а опрыскивание взрослых растений хлопчатника и миндаля растворами никотиновой кислоты способствует раскрытию почек, усиленному образованию листьев и побегов и повышению темпов плодоношения [Овчаров, 1965].

В наших опытах [Чайлахян, 1956в; Чайлахян, Хлопенкова, 1959] испытывалось действие витаминов С, В₁ и РР и было показано, что аскорбиновая кислота значительно усилила рост растений рудбекии, а также несколько ускорила и бутонизацию, и цветение (рис. 184). При длительном опрыскивании она ускорила бутонизацию и цветение периллы красной и сои.

Витамин В₁, или тиамин, ускорил цветение периллы красной и кукурузы, а никотиновая кислота — цветение как этих растений, так и сои, и пшеницы (рис. 185).

Все эти опыты показали, что водорастворимые витамины С, В₁ и РР при систематическом и длительном воздействии способны стимулировать не только рост, но и зацветание растений в условиях светового режима, при котором цветут и контрольные растения.

Витамин Е (α-токоферол) стимулировал цветение земляники в опытах Сиронваля [Sironval, 1957]. Позже стимуляторный эффект витамина Е был продемонстрирован еще на нескольких длиннодневных озимых растениях [Michniewicz, Kamenska, 1965]. В наших опытах токоферол не оказал влияния на цветение рудбекии.

Влияние витаминов на рост и развитие растений четко проявляется при их взаимодействии с гиббереллинами. В опыте с красной периллой было показано, что при обработке растений гиббереллином и дополнительном введении витамина С или витамина В₁ наблюдается явление синергизма — рост стеблей ускоряется еще больше, чем при одной только обработке гиббереллином [Чайлахян, 1961].

В литературе имеются эпизодические указания на то, что цветение может стимулироваться и некоторыми другими соединениями. Так, фурфурол вызывал стеблевание рудбекии в неиндуктивных условиях [Nitsch, Harada, 1958]. Ацетилхолин ускорял цветение короткодневной ряски и ингибировал цветение длиннодневного вида ряски [Kandeler, 1972]. Простогландин ускорял цветение изолированных алексов *Pharbitis*, растущих в индуктивных условиях [Groenewald, Vesser, 1978].

РЕТАРДАНТЫ

В отличие от фитогормонов, фенолов, стероидов и витаминов, веществ эндогенной природы, т. е. свойственных растительным организмам, за последние 30 лет в химических лабораториях синтезированы многочисленные вещества, не свойственные растениям, но при введении в растения проявляющие активность в формообразовательных процессах. К таким веществам относятся ретарданты.

В 1949 г. химики добились синтеза ретардантов — веществ с резко выраженным свойством торможения роста растений.

Открытие ретардантов дало возможность подойти к изучению взаимодействия процессов вегетативного роста и генеративного развития в новом плане.

По своему химическому строению ретарданты не составляют единой группы, а распределяются в 8 групп соединений, отличающихся по своему составу и открытых в разное время. Среди них наибольший интерес представляют Амо-1618 [Wirwille, Mitchell, 1960], фосфон [Preston. Link, 1958], CCC — (2-хлорэтил)-триметиламмоний хлорид [Tolbert, 1960a, b] и В-995 (В-9), или диметиламиноянтарная кислота [Riddel et al., 1962]. Структура и свойства ретардантов описываются в работах Л. Д. Прусковой [1979] и А. Л. Гринченко [1983].

Ретарданты высокоспецифичны по своему действию, какой-либо корреляции между систематическим положением растений и их реакцией на действие отдельных ретардантов не установлено.

Ретарданты задерживают деление клеток и увеличение размеров органов, тормозят рост стеблей, листьев, корней, уменьшают сырой и сухой вес растения. Такая задержка ростовых процессов связана с изменением в метаболизме, в частности, в активности некоторых ферментных систем. Вместе с тем у растений, обработанных ретардантами, повышаются засухо-, жаро-, холодо- и солеустойчивость, а также выносливость к полеганию и к некоторым болезням [Cathey, 1964].

Ретарданты действуют не только на рост растений, но и на их цветение. У некоторых древесных пород — азалии, рододендрона и камелии — наблюдалось ускорение цветения [Stuart, 1961]. У травянистых растений влияние ретардантов или вовсе не сказывалось, или наблюдалась задержка цветения [Wittwer, Tolbert, 1960]. Значительная задержка цветения была вызвана ретардантами у *Briophyllum daigremontianum* [Zeevaart, Lang, 1963], *Samolus parviflorus* [Baldev, Lang, 1965], *Beta vulgaris* [Margara, 1961], а также *Pharbitis nil* [Zeevaart, 1964]. Вместе с тем сеянцы томатов, обработанные в фазе семян долей ретардантами, зацвели раньше и образовали большее число цветков на первом соцветии, чем необработанные [Wittwer, Tolbert, 1960a, 1960b].

Многочисленные данные авторов, работавших по изучению влияния ретардантов на рост и развитие растений, и результаты

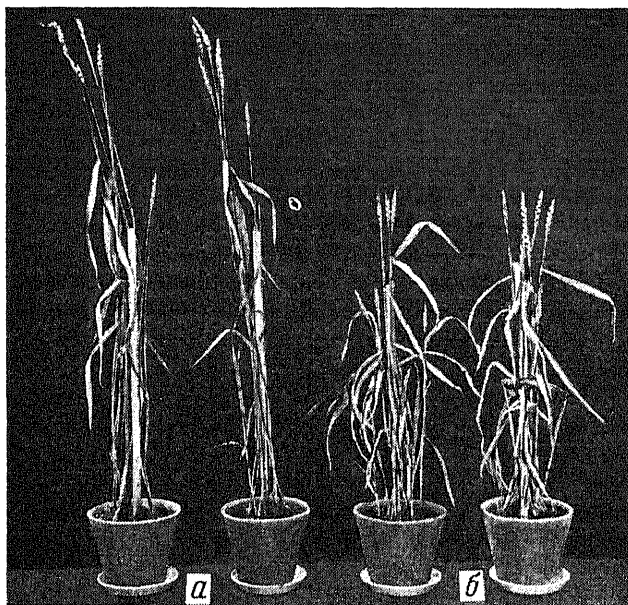


Рис. 186. Влияние ретарданта ССС на рост и развитие яровой пшеницы Лю-тесценс 062 в условиях длинного дня (фото 5.VIII 1965 г.)

а — контрольные растения; *б* — обработанные поливом почвы 0,16%-ным раствором ретарданта ССС

опытов, проведенных нами, свидетельствуют о том, что если основными функциями гиббереллинов являются усиление роста стеблей и увеличение размеров растений, то главными функциями ретардантов являются задержка роста стеблей и уменьшение размеров растений. Столь противоположное действие этих двух групп веществ на ростовые процессы растений производит впечатление, что ретарданты растений являются антиподами гиббереллинов.

Данные о полной корреляции между эффектом различных аналогов ССС на рост высших растений и биосинтез гиббереллинов грибом [Tolbert, 1960; Narada, Lang, 1965] дают основания полагать, что у высших растений ретарданты также блокируют биосинтез гиббереллинов.

Несмотря на все эти доказательства, трудно согласиться с характеристикой ретардантов как антигиббереллинов. Представление об антиметаболитах предполагает, что они в определенных реакциях вмешиваются в действие соответствующего метаболита на основе конкурентной задержки. Относительно ретардантов этого сказать нельзя, ибо показано лишь, что только некоторые из них задерживают биосинтез гиббереллинов.

Влияние гиббереллинов и ретардантов на процессы вегетативного роста и генеративного развития растений уже было пред-

метом рассмотрения отдельных исследователей [Lang, 1965]. Первое исследование в этом направлении было предпринято Зефартом и Лангом [Zeevaart, Lang, 1963], которые показали, что при внесении в почву растворов ретардантов Амо-1618 и ССС задерживалось образование цветков у растений длинно-короткодневного вида *B. daigremontianum* при последовательной экспозиции их на длинном, а потом на коротком дне; добавление гиббереллина при этом восстанавливало нормальную реакцию цветения. В дальнейшем Балдев и Ланг [Baldev, Lang, 1965] показали, что при обработке теми же ретардантами задерживается рост стеблей и подавляется цветение типичного длиннодневного вида *Samolus parviflorus*, растения которого в условиях короткого дня остаются в виде розетки, а на длинном дне быстро зацветают. Нанесение раствора гиббереллина на верхушку растений быстро восстанавливало задержанное цветение растений.

В течение 1965 и 1966 гг. нами [Чайлахян, Кочанков, 1967] проводились опыты по изучению одновременного влияния гиббереллинов и ретардантов на рост и цветение растений. В качестве опытных объектов были взяты растения длиннодневных, нейтральных и короткодневных видов.

До начала обработки растения выращивали на неблагоприятной для их цветения длине дня. С началом обработки длиннодневные и нейтральные виды выращивали на длинном дне, а короткодневные виды — на длинном или коротком дне. К концу опыта под влиянием ретарданта рост длиннодневных видов — пшеницы и белены — был сильно задержан (рис. 186). Вместе с тем рост нейтральных видов — бобов черных Русских — задерживался в меньшей степени. Рост короткодневных видов при воздействии ретардантом существенно не задерживался.

Влияние гиббереллина на рост испытанных видов сказалось вполне определенно: у всех растений независимо от характера фотопериодической реакции была сильная стимуляция роста. Это действие гиббереллина проявлялось и при одновременном воздействии на растения ретардантом. При обработке растений сначала гиббереллином и потом ретардантом и при обратной последовательности рост растений был примерно таким же, как и при воздействии только гиббереллином.

Под влиянием ретарданта у длиннодневных видов — пшеницы и белены была заметная задержка в цветении, тогда как при воздействии гиббереллином цветение пшеницы и белены ускорялось. Цветение короткодневных видов — периллы красной и сои и нейтральных видов — бобов и гречихи — наступало в одно время во всех вариантах, т. е. действие ретарданта, как и гиббереллина, не сказывалось (рис. 187).

Таким образом, влияние ретардантов на рост длиннодневных видов прямо противоположно влиянию гиббереллинов. В соответствии с тем, что стимуляция роста с помощью гиббереллинов наиболее эффективна у розеточных растений, задерживающее

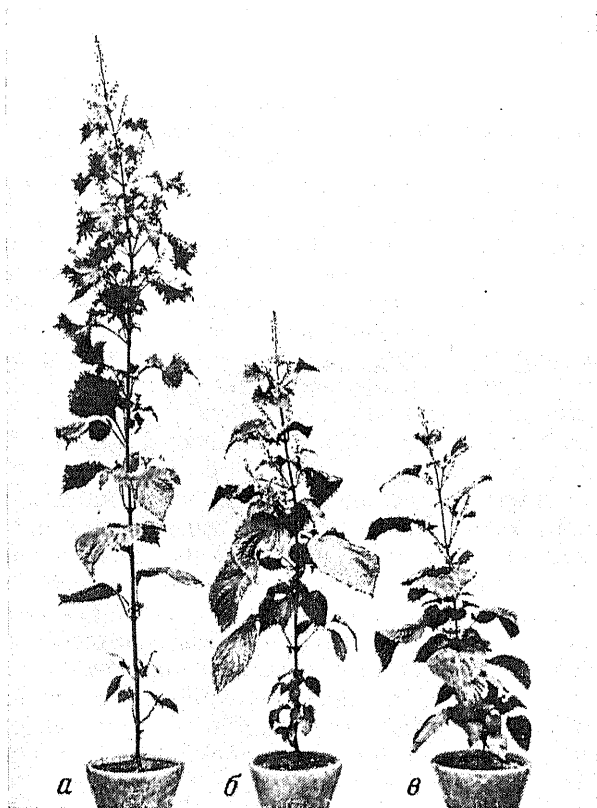


Рис. 187. Растения периллы красной в условиях короткого дня при воздействии ретардантом ССС и гиббереллином (фото 4.VIII 1965 г.)

а — растение, обработанное опрыскиванием 0,01%-ным раствором гиббереллина; *б* — контроль; *в* — обработанное поливом почвы 1%-ным раствором ретарданта

рост действие ретардантов более отчетливо сказывается именно на видах, имеющих розеточную или кустовую форму на коротком дне (например, пшеница, белена, рудбекия) и в меньшей степени на стебельной форме (например, горчица). Влияние ретардантов на рост короткодневных видов сказывается слабее.

Влияние ретардантов на цветение длиннодневных видов противоположно влиянию гиббереллинов, при этом задержка цветения ретардантами всегда меньше, чем величина ускорения гиббереллинами. Влияние ретардантов на задержку цветения короткодневных и нейтральных видов не обнаруживается, как не наблюдается и ускорения цветения при воздействии гиббереллинами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из большого, но далеко не полного обзора данных по регуляции цветения фитогормонами и другими физиологически активными соединениями в настоящей главе намечены наиболее перспективные направления дальнейших усилий в этой области, которые могли бы привести нас к более полной и цельной картине гормональной регуляции цветения.

Следует отметить, что круг веществ, способствующих в той или иной степени цветению различных растений, довольно велик и разнообразен. Однако чаще всего вещества, введенные в растения извне, оказывают стимуляторный эффект только в условиях пороговой индукции. Исследования, поставленные с целью вызвать цветение короткодневных и длиннодневных видов в неиндуктивных условиях с помощью обработки различными физиологически активными веществами, имели ограниченный успех в единичных опытах с отдельными растениями и часто не воспроизводились ни другими исследователями, ни самими авторами.

Однако описанные факты прямого воздействия на цветение растений ауксинов, цитокининов, этилена и его производных, абсцизинов и витаминов свидетельствуют о том, что эти соединения, не обладая (как гиббереллины) функцией воздействия на цветение широкого круга растительных видов, способны кооперативно участвовать в реакциях перехода растений к цветению. Открытие веществ, которые, подобно гиббереллинам, заняли бы реальное место предполагаемых антезинов в комплексе флоригена, все больше и больше привлекает внимание исследователей.

ЭВОКАЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ И ГОРМОНАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС ФЛЮРИГЕНА

Апекс стебля растения представляет собой своеобразный центр регуляции развития, в котором, как в фокусе линзы, концентрирующей все падающие на нее лучи света в одной точке, собираются вещества, вырабатываемые в листьях, корнях, стебле и в самой стеблевой почке, и в нем происходят те конечные кардинальные процессы, которые определяют дальнейший путь развития растений. Поэтому раскрытие интимных связей, возникающих между изменениями в метаболизме и самими первичными изменениями в различных зонах апексов и впоследствии приводящих к возникновению зачатков листьев или зачатков цветков,— одна из самых крупных проблем современного учения об онтогенезе растений.

В апексе вегетирующего растения детерминирован вегетативный путь морфогенеза. В репродуктивном апексе детерминирован другой, репродуктивный, путь морфогенеза. Следовательно, переход растения от вегетации к цветению связан со сменой направления органогенеза в его стеблевых апексах. Вопрос о том, какие внутренние процессы являются ведущими в детерминации развития, где расположен наследственный контроль направления детерминации — на генном или ином уровне, а также вопрос о способах и механизмах регулирующего влияния внешних сигналов на ход детерминации — это вопросы общebiологические и пока еще окончательно не решенные. Размах фенотипических различий между цветками и листьями, а также раздельное наследование признаков, свойственных вегетативным и репродуктивным органам, говорят о том, что вегетативное и репродуктивное направления морфогенеза связаны с фенотипической реализацией двух различных генных групп, составляющих соответственно вегетативную и генеративную генетические программы развития.

ЭВОКАЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ

В связи с этими представлениями, в 1975 г. Эванс [Evans, 1975] выдвинул понятие об эвокации цветения как о совокупности тех изменений, которые наступают в клетках стеблевых апексов растений в период смены программ органогенеза, т. е.

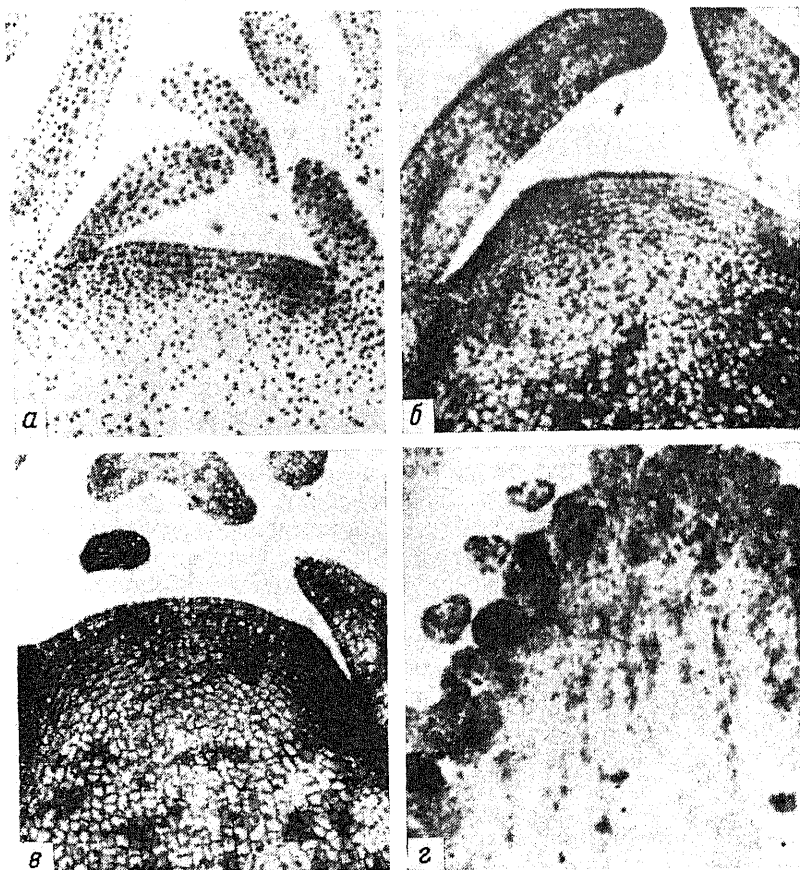


Рис. 188. Продольные срезы стеблевых апексов рудбекии двухцветной
 а — вегетативная фаза (короткий день), б — фаза эвокации (4 длинных дней), в — начало репродуктивной фазы (8 длинных дней), г — репродуктивная фаза (16 длинных дней)

тогда, когда происходит дерепрессия генов репродуктивного морфогенеза и репрессия генов вегетативного морфогенеза. Согласно представлениям Эванса, эвокация цветения включает период развития стеблевых апексов, предшествующий инициации цветков, простирающийся от момента поступления гормонов цветения в клетки апекса до начала заложения первых репродуктивных бугорков. Именно в этот период происходит активация генов репродуктивного развития, которая предусматривается гипотезами Зееварта [Zeevaart, 1962a], Солсбери [Salisbury, 1963] и Боннера [Bonner, 1965].

Предпринятое в настоящее время интенсивное изучение изменений в стеблевых апексах, происходящих во время эвокации

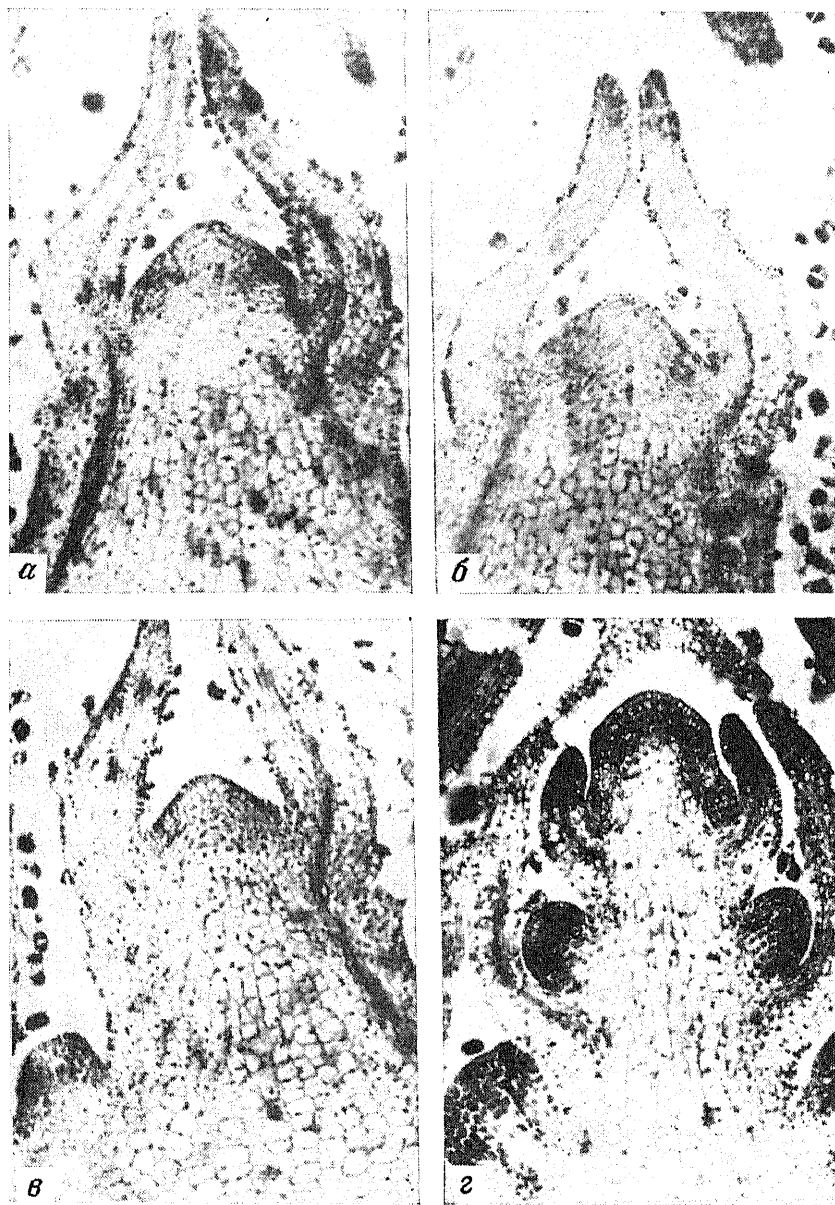


Рис. 189. Продольные срезы стеблевых апексов периллы красной
 а — вегетативная фаза (длинный день); б — фаза эвокации (6 коротких дней); в — начало репродуктивной фазы (9 коротких дней); г — репродуктивная фаза (16 коротких дней)

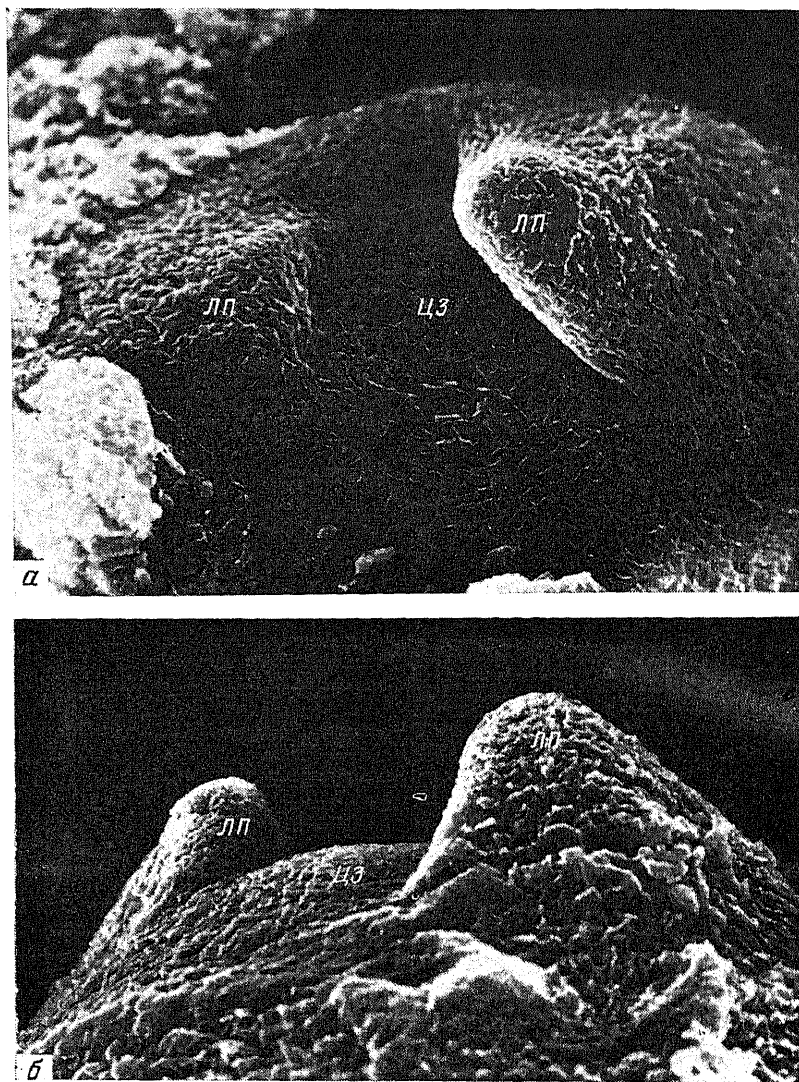


Рис. 190. Поверхность стеблевого апекса рудбекии двухцветной (вид сверху) (увел. 8000)

а — вегетативного, *б* — в период эвокации цветения; ЦЗ — центральная зона; ЛП — листовые примордии

цветения у растений различных биотипов, позволило выявить целый ряд сходных изменений, которые можно рассматривать как общие для всех растений, в том числе короткодневных, длиннодневных и фотопериодически нейтральных видов. Самые важные из этих изменений связаны с активацией синтезов ДНК, РНК, белков, а также энергетических процессов. В нашей лаборатории

проводилось изучение эвокационных изменений в стеблевых апексах длиннодневного вида рудбекии двухцветной (сем. Compositae) и короткодневного — периллы красной (сем. Labiateae).

В наших опытах [Миляева, Чайлахян, 1974] основной целью изучения являлось не только выявление изменений, возникающих у этих растений в период эвокации цветения, но и выявление сходства и различий этих изменений у представителей двух противоположных фотопериодически чувствительных видов.

В процессе перехода стеблевых апексов рудбекии и периллы от вегетативного состояния к репродуктивному выявлено несколько фаз развития, соответствующих определенному числу благоприятных для зацветания длинных дней для рудбекии и коротких для периллы. На рис. 188, а и 189, а представлены стеблевые апексы рудбекии и периллы в вегетативном состоянии, в котором они находятся при выращивании растений на неблагоприятной длине дня. Фотопериодическая индукция от 1 до 8 длинных дней соответствует фазе эвокации в стеблевых апексах рудбекии и от 1 до 9 коротких дней — в стеблевых апексах периллы (рис. 188, б и 189, б). В этот период в стеблевых апексах рудбекии обнаружено увеличение объема и изменение структуры, однако заложения репродуктивных бугорков не происходит; внешний вид апексов периллы не меняется. После эвокации наступает репродуктивная фаза развития, объемы апексов резко увеличиваются, видны репродуктивные бугорки (рис. 188, в и 189, в). Вид сверху стеблевого апекса рудбекии в вегетативном состоянии и в период эвокации представлен на рис. 190.

ОСОБЕННОСТИ БЕЛКОВО-НУКЛЕИНОВОГО ОБМЕНА ПРИ ПЕРЕХОДЕ К ЦВЕТЕНИЮ

Важное значение изменения белково-нуклеинового обмена в период эвокации цветения показано в опытах различных исследователей, с использованием антиметаболитов и ингибиторов. При этом особенности белково-нуклеинового метаболизма изучались не только на интактных растениях, но также на модельных растениях и стеблевых каллусах, моделирующих в культуре *in vitro* процессы, происходящие в стеблевых почках.

Воздействие антиметаболитами нуклеинового обмена во всех опытах приводило к задержке цветения. При воздействии 5-фторурацилом, 2-тиоурацилом, бензимидазолом и 2,6-диаминопурином на растения дурнишника в условиях короткого дня цветение задерживалось; однако это действие сплмалось при введении определенных метаболитов нуклеинового обмена [Hess, 1959; Salisbury, Bonner, 1960; Collins, Salisbury, 1960; Salisbury, 1961; Bonner, Zeevaart, 1962; Zeevaart, 1962c; Murashige K., Murashige V., 1962]. Важно отметить, что цветение предотвращается в том случае, если ингибиторы ДНК и РНК присутствовали в почке в момент прихода туда стимула цветения или в первые часы его действия, т. е. непосредственно в период эвокации.

Таблица 11

Изменения объемной концентрации суммы нуклеиновых кислот, ДНК и белков в различных зонах стеблевых апексов рудбекии двухцветной (в усл. ед.)

Зона	Фотопериод	Сумма НК $\bar{x} \pm \Delta x$	ДНК $\bar{x} \pm \Delta x$	Белки $\bar{x} \pm \Delta x$
Центральная	КД	22,1 \pm 0,7	0,16 \pm 0,01	18,5 \pm 0,06
	БДД	31,3 \pm 0,03	0,28 \pm 0,05	37,4 \pm 0,9
Медуллярная	КД	22,4 \pm 0,11	0,11 \pm 0,04	26,0 \pm 0,18
	БДД	24,2 \pm 0,9	0,14 \pm 0,06	31,6 \pm 1,2
Боковая	КД	23,5 \pm 0,5	— *	24,0 \pm 0,67
	БДД	26,1 \pm 0,1	—	38,3 \pm 0,01

* Измерения не проводили.

На стеблевых каллусах фотопериодически нейтральных табаков, моделирующих ситуацию стеблевых почек, также была показана важная роль нуклеиновых кислот и белков в образовании репродуктивных почек. Так, Вардел и Скуг [Wardell, Skoog, 1969] на каллусах табака Висконсин 38 показали, что 2-тиоурацил, 5-бромурацил и 8-азагуанин ингибируют образование цветочных почек. Аналогичные результаты были получены в нашей лаборатории на каллусах другого фотопериодически нейтрального табака Трапезонд, у которых образование цветочных почек ингибировали с помощью 2-тиоурацила, 5-бромурацила, 8-азагуанина, актиномицина Д и циклогексимида [Голяновская и др., 1979; Баврина и др., 1982].

В целом опыты с применением ингибиторов нуклеинового обмена подтвердили, что синтез и функционирование ДНК, РНК и белков — действительно необходимый компонент эвокации. Кратковременное нарушение синтеза этих веществ оказывает существенное влияние на морфогенез.

Уже первые опыты по сравнению вегетирующих и зацветающих растений показали, что в период эвокации происходит усиление синтеза нуклеиновых кислот и особенно РНК. Такая закономерность наблюдается у различных растений независимо от их биотипа. Увеличение содержания нуклеиновых кислот и белков в период эвокации было установлено прямыми измерениями их объемной концентрации в клетках стеблевых апексов у *Chenopodium album* [Gifford, Tepper, 1962], *Lolium temulentum* [Knox, Evans, 1968], *Sinapis alba* [Bronchart et al., 1970], *Anagalis arvensis* [Tailandier, 1971], ипомеи [Arzee et al., 1970], а также в нашей лаборатории у рудбекии двухцветной и периллы красной [Миляева и др., 1984] (табл. 11).

Авторадиографические и биохимические анализы показали, что активация синтеза ДНК, РНК является одним из ранних событий эвокации в стеблевых апексах растений [Know, Evans,

Рис. 191. Изменение объемов ядрышек в стеблевых апексах периллы красной в период эвокации цветения
а — центральная зона, *б* — медуллярная зона, *в* — боковая зона

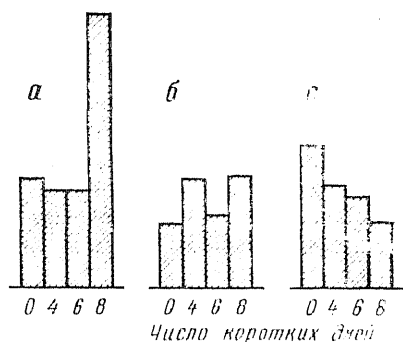
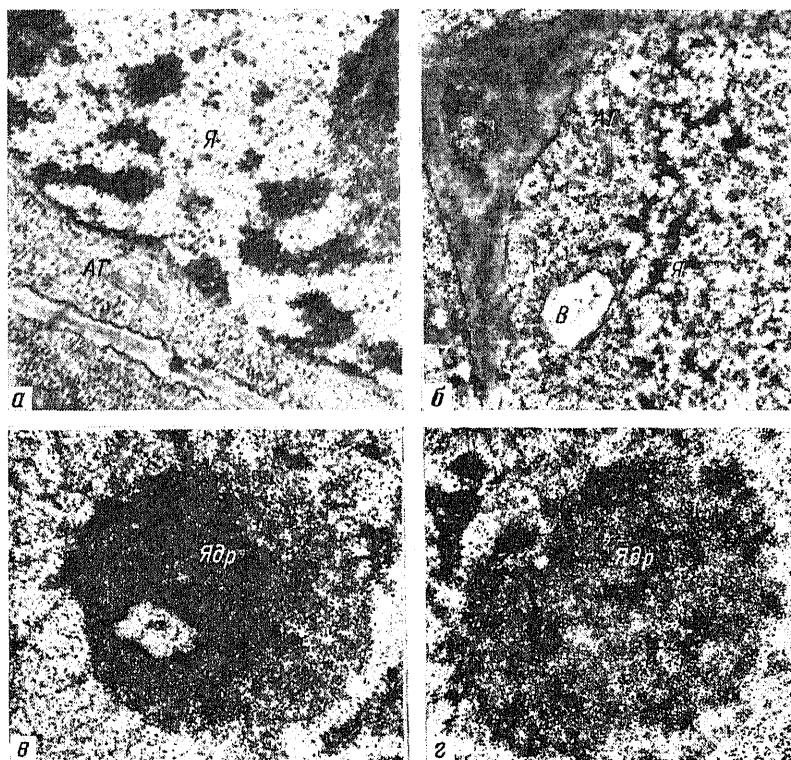


Рис. 192. Изменение ультраструктуры ядер (*а*, *б*) и ядрышек (*в*, *г*) рудбекии

а — участок ядра из вегетативного апекса (увел. 9000), *б* — участок ядра из эвокированного апекса (увел. 9000), *в* — участок ядрышка из вегетативного апекса (увел. 18 750), *г* — участок ядрышка из эвокированного апекса (увел. 18 750)



1968; Evans et al., 1970; Gressell et al., 1970; Bernier et al., 1970, 1981b]. Значительное увеличение объемов (рис. 191) и изменение ультраструктурной организации ядер и ядрышек, обнаруженное в период эвокации у рудбекии, также является косвенным свидетельством активации синтеза РНК и белков [Гукасян, Милиева, 1983; Милиева и др., 1984]. На рис. 192 представлено увеличение соотношения дисперсного хроматина к конден-

сированному в ядрах эвокированных апексов рудбекии [Гукасян, Миляева, 1983]. В интерфазных ядрах центральной зоны вегетативных стеблевых апексов содержатся электронно-плотные глыбки гетерохроматина (см. рис. 192, а), в то время как в эвокированных апексах большую часть ядра занимает светлоокрашенный эухроматин (см. рис. 192, б).

Как показывают морфометрические подсчеты, в ядрах вегетативных апексов количество гетерохроматина, приходящееся на один поперечный срез ядра, в среднем составляет 89 усл. ед., а эвокированных — 49,9.

Увеличение доли дисперсного хроматина получено также в период эвокации цветения в клетках стеблевых апексов другого длиннодневного вида — горчицы белой [Havelange, 1972], хотя у короткодневного вида — дурнишника этим же авторам такое изменение выявить не удалось.

В нашей лаборатории обнаружено изменение соотношения субфракций лизинбогатого гистона, ответственного за структуру хроматина, у каллусов, регенерирующих цветочные почки, по сравнению с каллусами, образующими только вегетативные почки [Константинова и др., 1974].

В интерфазных клетках центральной зоны эвокированных апексов меняется также и ультраструктура ядрышек. На рис. 191 представлено увеличение размеров ядрышек у периллы, а на рис. 192, в, г увеличение гранулярного компонента ядрышек, свидетельствующие о повышении синтетической активности ядрышек. Методом морфометрии было подсчитано, что в ядрышках в период эвокации гранулярный компонент увеличивается примерно в 4 раза [Миляева и др., 1984; Гукасян, Миляева, 1986].

При работе с каллусной моделью цветения было обнаружено [Голяновская, Баврина, 1986], что в коре стеблей и полученных из нее каллусах цветущих растений фотопериодически нейтрального табака Трапезонд содержание РНК выше, а активность РНКазы ниже, чем в коре стеблей в стеблевых каллусах вегетирующих растений.

Изучение активации синтеза РНК у горчицы сопровождается резким усилением вхождения уридина-³H в РНК, ассоциированную с хроматином клеточных ядер [Bronchart et al., 1970], а у мари — с появлением новой тяжелой фракции РНК, ассоциированной с молекулами ДНК и устойчивой к рибонуклеазе, которая отсутствовала у вегетативных апексов [Watson, Matthews, 1966]. Вместе с тем у проростков *Pharbitis nil* в результате индукции коротким днем отмечены активации преимущественно рибосомальных и транспортных РНК по сравнению с неиндуцированными к цветению растениями [Gressel et al., 1970]. Наибольшие различия по транспортным РНК были обнаружены на короткодневном виде *Chenopodium rubrum*. В последнем случае количество синтезированных транспортных РНК было больше также у индуцированных к цветению растений. Кроме того,

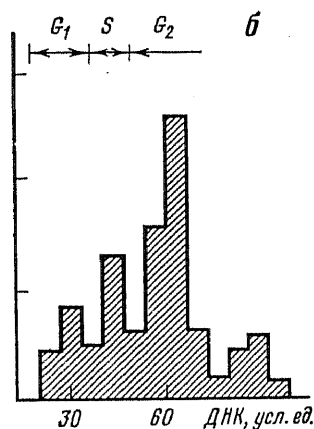
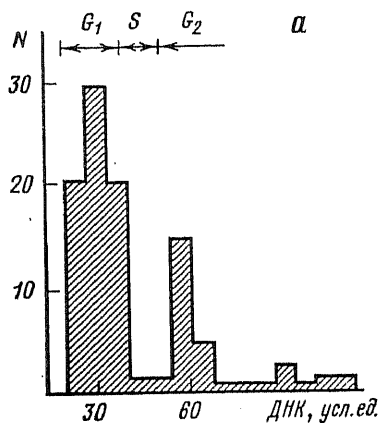
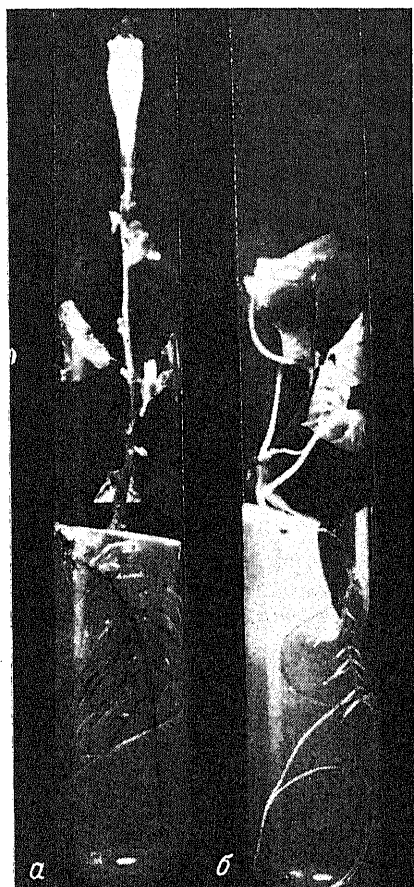


Рис. 193. Растения ипомеи, выращенные из изолированных почек в пробирках в условиях естественного длинного дня (фото 15.IX 1960 г.)

а — в питательную среду Уайта добавляли смесь нуклеозидов рибонуклеиновой кислоты и гидролизат казеина, растение цветет; *б* — контрольная среда, растение вегетирует

Рис. 194. Распределение клеток стеблевого апекса шафрапа по фазам клеточного цикла

а — вегетативный апекс, *б* — апекс в период перехода к цветению

Вардел [Wardell, 1976] из стеблей цветущих растений табака Висконсин 38 выделил РНП-частицы, содержащие РНК и имеющие коэффициент седиментации 7, концентрация которых коррелировала со способностью каллусов давать бутоны. Важную роль нуклеиновых кислот в эвокации доказывают также опыты по влиянию нуклеозидов РНК на зацветание изолированных почек периллы и ипомеи в культуре *in vitro*. При этом было показано, что в условиях длины дня, близкой к критической, мини-

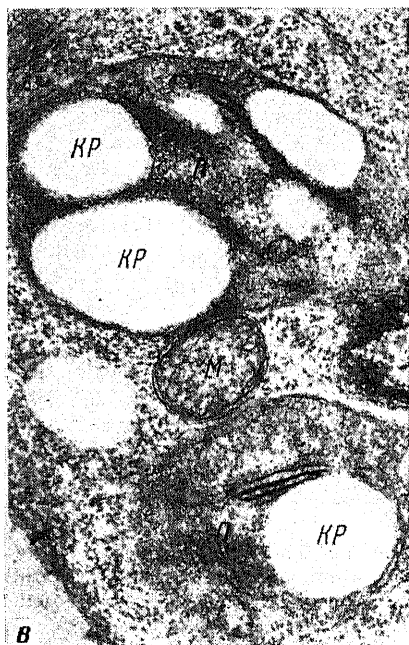
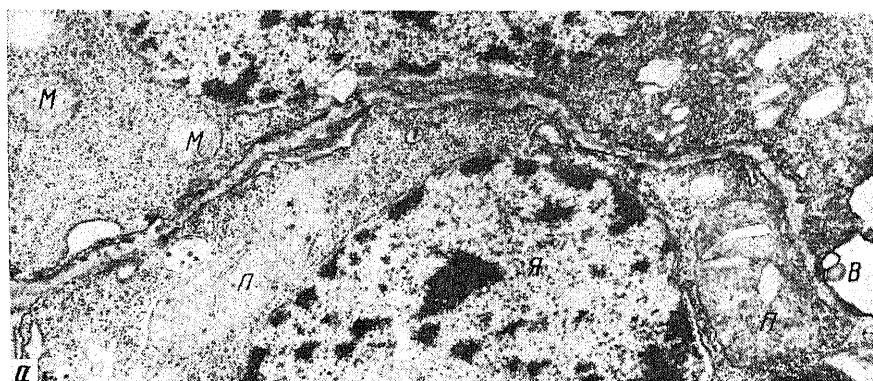


Рис. 195. Участки клетки

а — из центральной зоны вегетативного апекса, б — центральной зоны эвокированного апекса, в — медуллярной зоны стеблевого эвокированного апекса, Я — ядро, ядр.— ядрышко, П — пластиды, М — митохондрии, КР — крахмальные отложения, В — вакуоли

аторные растения периллы и ипомеи зацветали при добавлении кинетина, аденина, аденозина или смеси 4 нуклеозидов РНК, тогда как контрольные экземпляры при более интенсивном росте оставались в вегетативном состоянии (рис. 193) [Чайлахян, Бутенко, 1959].

Значительное ускорение синтеза нуклеиновых кислот и белков, обнаруженное в период эвокации цветения, связано с сокра-

щением продолжительности клеточного цикла и отдельных его фаз в клетках меристемы стеблевых апексов. В ряде работ, проведенных с помощью автордиографии и колхицинового метода, было показано, что в период эвокации время удвоения числа клеток сокращается в 6—8 раз [Bodson, 1975] за счет сокращения продолжительности клеточного цикла и его G_1 -фазы. В нашей лаборатории [Миляева, Азизбекова, 1978] было установлено, что при переходе к цветению у шафрана посевного большая популяция клеток апекса переходит из просинтетической в синтетическую и постсинтетическую фазы клеточного цикла за счет сокращения продолжительности просинтетической фазы (рис. 194).

Другая группа эвокационных изменений связана с активацией энергетических процессов, необходимых для реализаций морфогенетической программы репродуктивного развития. В период эвокации повышение активности ферментов — инвертазы, кислой фосфатазы, рибонуклеазы, сукцинатдегидрогеназы — было получено у горчицы белой [Jasqmar, 1978]. Одерсет и Грешпин [Auderset, Greppin, 1977] обнаружили увеличение числа диктиосом и увеличение активности глюкозо-6-фосфатазы в эвокированных апексах длиннодневного растения пшпината.

Ультраструктурные исследования выявили изменения в объеме вакуолей, объеме и структуре пластид, диктиосом, эндоплазматического ретикулома в стеблевых апексах горчицы белой [Bernier et al., 1981b], а также в вакуолярной системе, в пластидах, митохондриях, крахмальных отложениях в стеблевых апексах рудбекии двухцветной [Гукасян, Миляева, 1983, 1986]. Все эти наблюдения свидетельствуют о повышении энергетического уровня в апексах этих растений. Ультраструктура пластид и митохондрий в клетках вегетативных и эвокированных меристем рудбекии представлена на рис. 195.

Рассматривая эвокационные изменения НК и белков в стеблевых апексах, Эванс [Evans, 1975] приходит к выводу, что их нельзя считать специфичными для эвокации цветения, так как любой морфогенетический процесс связан с интенсификацией белково-нуклеинового обмена, а также с активацией энергетических звеньев метаболизма. Действительно, во многих работах показано, что образование стеблевых почек, закладка боковых корней и т. п. связаны с активацией белково-нуклеинового обмена, повышением митотической активности и т. п. В нашей лаборатории исследовались специфические белки, характерные для эвокации цветения.

СПЕЦИФИЧЕСКИЕ БЕЛКИ ЭВОКАЦИИ ЦВЕТЕНИЯ

В связи с активацией синтезов НК и белков решающее значение приобретают исследования по выяснению вопроса о том, образуются ли в процессе эвокации белки, специфические только для эвокации цветения. В настоящее время такие белки получены в

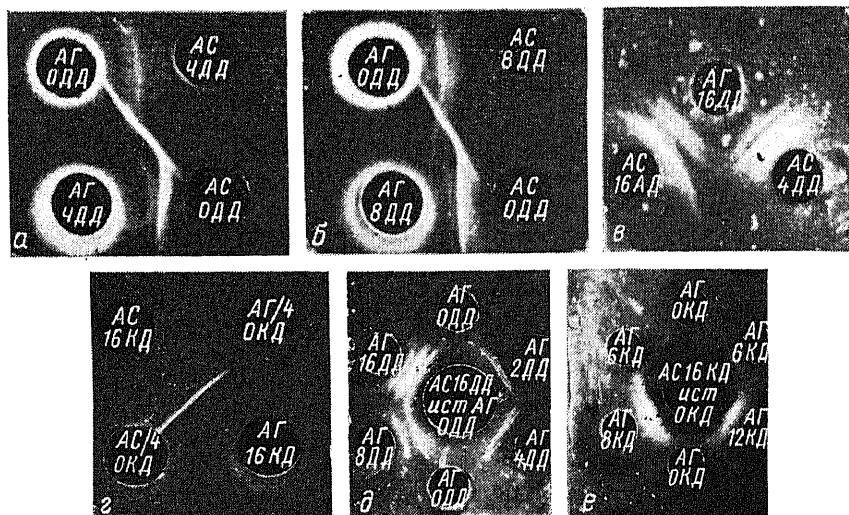


Рис. 196. Сравнение антигенных спектров и выявление специфических репродуктивных белков в стеблевых апексах рудбекии (а, б, в, д) и периллы (з, е)

а, б, в, д — АГ ОДД — антигены вегетативных апексов рудбекии; АГ 2, 4, 8 и 16 ДД — антигены апексов растений рудбекии, получивших соответственно 2, 4, 8 и 16 длинных дней. АС ОДД — антисыворотка против вегетативных апексов рудбекии; АС 4, 8, 16 ДД — антисыворотки против апексов растений, индуцированных соответственно 4, 8 и 16 длинными днями; д — в центральной лунке узкоспецифическая антисыворотка против репродуктивных апексов рудбекии. з, е — АГ ОКД — антигены вегетативных апексов периллы; АГ 6, 8, 12 и 16 КД — антигены апексов периллы, получивших соответственно 6, 8, 12 и 16 коротких дней; АС ОКД — антисыворотки против вегетативных апексов периллы. АС 6, 8, 12, 16 КД — антисыворотки против апексов растений, индуцированные соответственно 6, 8, 12 и 16 короткими днями; е — в центральной лунке узкоспецифическая антисыворотка против репродуктивных апексов периллы

опытах, проведенных с длиннодневным растением — горчицей белой [Pierard et al., 1980], а также у длиннодневного вида рудбекии двухцветной [Миляева и др., 1979; Миляева и др., 1982] и короткодневного растения — периллы красной [Ковалева и др., 1981] в исследованиях, выполненных в нашей лаборатории.

Исследования проводили, используя высокочувствительные иммунохимические методы, которые позволяют выявить различия в белковых спектрах апексов и тем самым ответить на вопрос, появляются ли качественно новые белковые компоненты в процессе перехода стеблевых апексов из вегетативного состояния в репродуктивное, а также выявить время их появления.

В качестве антигенов брали экстракты из лиофилизированных стеблевых апексов (2–3 мм) рудбекии и периллы. Иммунизацию проводили по общепринятой схеме с полным адьювантом Фрейнда. Выделение иммунного глобулина проводили методом спирто-

вого осаждения. Антисыворотки узкой специфичности получали путем истощения соответствующей γ -глобулиновой фракции гетерологичными антигенами. Белковые спектры апексов анализировали по методике Зильбера и Абелева [1962].

Проведенный иммунохимический анализ антигенных спектров стеблевых апексов с помощью полученных к ним антисывороток позволил выявить различия между некоторыми белками вегетативных, эвокированных и репродуктивных апексов (рис. 196).

При сравнении антигенных спектров вегетативных и репродуктивных стеблевых апексов рудбекии были выявлены как общие для двух фаз развития белки (см. рис. 196, а, б) — вертикальные линии преципитации, так и специфические белки (см. рис. 196, а, б) — диагональные линии преципитации. Специфические белки появляются в период эвокации апекса уже после 2 длинных дней (см. рис. 196, в), как видно на рис. 196, в, д, в репродуктивных апексах рудбекии присутствует несколько специфических «репродуктивных» белков. Таким образом, в стеблевых апексах рудбекии двухцветной на разных фазах их развития — вегетативной, эвокации и репродуктивной — выявлены различия по белковым спектрам.

Результаты подобного сравнительного анализа антигенных спектров вегетативных, эвокированных и репродуктивных апексов периллы красной оказались несколько иными. Как и в случае рудбекии, в апексах вегетирующих и репродуктивных растений периллы красной были выявлены как общие, так и специфические белки (см. рис. 196, г, е). Но в отличие от рудбекии в апексах периллы на всех фазах репродуктивного развития выявляется один и тот же белок (см. рис. 196, е). Таким образом, в апексах периллы красной нам удалось выявить один «репродуктивный» белок, появляющийся в них очень рано в фазу эвокации и характеризующий переход от вегетативного состояния в репродуктивное.

В нашей лаборатории было показано, что количественные и качественные изменения в составе белков в стеблевых каллусах *in vitro* происходят на ранних этапах реализации в этих тканях вегетативного и репродуктивного морфогенеза — на этапе образования в них меристематических очагов будущих почек [Баврина и др., 1984; Финогоина, Баврина, 1987].

Появление специфических «репродуктивных» белков и белков эвокации свидетельствует в пользу представления о том, что под влиянием гормонов цветения происходит экспрессия новых генов, обуславливающих образование цветочных органов.

ГОРМОНАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС В ЭВОКАЦИИ ЦВЕТЕНИЯ

Как было показано в предыдущих главах, переход к цветению осуществляется под влиянием гормонального комплекса — флоригена. Первый компонент этого комплекса — гиббереллины влияют на рост цветочных стеблей, второй — антезины влияют на формирование цветков. У короткодневных видов, постоянно содержащих гиббереллины, индукция коротким днем приводит к образованию антезинов, которые в сочетании с гиббереллинами образуют флориген. У длиннодневных видов, постоянно содержащих антезины, индукция длинным днем приводит к образованию гиббереллинов, которые в сочетании с уже имеющимися антезинами также дают флориген.

Для выяснения вопроса об особенностях действия двухкомпонентного гормонального комплекса на клетки стеблевых апексов растений разных фотопериодических групп в нашей лаборатории проводились исследования по изучению изменений митотической активности в разных зонах стеблевых апексов рудбекии и периллы в ходе фотопериодической индукции [Чайлахян и др., 1969; Гукасян и др., 1970; Гукасян, 1970; Миляева и др., 1970а, б, 1974, 1979, 1984].

На двух видах растений, обладающих строго качественной реакцией на длину дня, — рудбекии и перилле — наиболее четко выступают комплементарность и двухкомпонентность гормонального комплекса цветения. Методика проведения опытов состояла

Таблица 12

Развитие рудбекии и митотические индексы в апексах на коротком дне после индукции длинным днем (ДД) и обработки гиббереллином на коротком дне (КД)

Воздействие	Число дней до бутонизации	Число дней до цветения	Митотический индекс		Воздействие	Число дней до бутонизации	Число дней до цветения	Митотический индекс	
			центрально- ная зона	медул- лярная зона				центрально- ная зона	медул- лярная зона
КД	0	0	0,4±	0,2±					
			0,15	1,9					
2ДД	41	62	3,2±	4,0±	2ГК	44	68	0,2±	3,5±
			0,39	3,4				0,19	0,36
4ДД	32	49	5,2±	4,3±	4ГК	41	64	0,6±	5,0±
			0,32	0,31				0,42	0,31
6ДД	29	45	6,2±	3,3±	6ГК	36	60	1,0±	6,2±
			0,29	0,18				0,31	0,28
8ДД	23	40	10,4±	1,0±	8ГК	31	49	1,5±	8,0±
			0,26	0,33				0,16	0,24

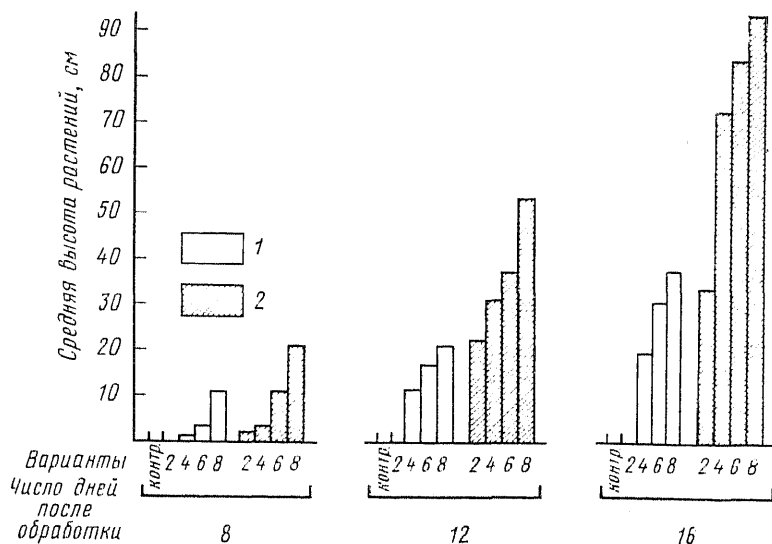


Рис. 197. Влияние индукции длинным днем и обработки гиббереллином на рост растений рудбекии

1 — индукция длинным днем, 2 — воздействие гиббереллином, первый ряд цифр под столбиками показывает число дней индукции и капель гиббереллина, второй — дни после обработки

в том, что растения предварительно выращивали 2–3 мес при неблагоприятной длине дня. Контрольные растения выдерживали при неблагоприятной для цветения длине дня. Вторую группу подвергали действию увеличивающегося числа благоприятных дней по схеме 2, 4, 6 и 8 длинных дней для рудбекии и 3, 6, 9 и 12 коротких дней для периллы. Третью группу на неблагоприятной длине дня обрабатывали 0,01%-ным раствором гиббереллина, ежедневно закапывая в верхушечную почку по 0,004 мг. Доза гиббереллина, полученная растениями в последний день обработки, в разных вариантах составляла для рудбекии — 0,008, 0,016, 0,024 и 0,032 мг; для периллы — 0,012, 0,024, 0,036, 0,048 мг.

Опыты были поставлены таким образом, чтобы воздействие фотопериода и гиббереллина заканчивалось одновременно во всех вариантах. Через 2, 4, 6, 8, 12 и 16 дней (для рудбекии) и через 4, 8, 16, 20 и 24 дня (для периллы) после окончания воздействия измеряли высоту стеблей, отмечали бутонизацию и цветение, а также фиксировали верхушечные почки растений.

Результаты наблюдений за ростом стебля, бутонизацией и цветением рудбекии под влиянием различного числа длинных дней и гиббереллина, представленные на рис. 197 и в табл. 12, показали, что обработка гиббереллином вызывает значительное увеличение скорости роста стебля. Высота стеблей растений, обработанных гиббереллином, как правило, в 2–3 раза превышает

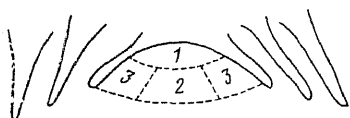


Рис. 198. Схема продольного среза стеблевого апекса

1 — центральная зона; 2 — медуллярная зона; 3 — боковая зона

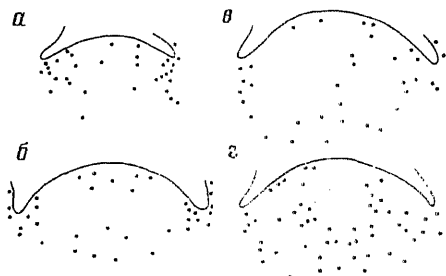


Рис. 199. Схемы распределения (показаны точками) митозов в апексах растений рудбекии (увел. 5×40)

а — контрольного растения, б — растения, получившего 6 длинных дней, в — растения, обработанного 6 каплями гиббереллина, г — 12 каплями гиббереллина

высоту растений, получивших в течение того же периода времени индукцию длинным днем. В то же время растения, обработанные гиббереллином, резко отставали от растений, получивших индукцию длинным днем, по скорости бутонизации и перехода к цветению [Чайлахян и др., 1969].

Таким образом, результаты, полученные в опытах, показывают, что скорость роста стеблей не связана со скоростью образования цветков. Следовательно, по высоте растений нельзя судить о скорости перехода к репродуктивному развитию.

Детальное изучение срезов апексов, проведенное на постоянных препаратах, позволило сделать некоторые заключения о состоянии клеток апикальной меристемы.

На рис. 198 представлена схема — продольный срез апекса вегетирующего растения рудбекии, находящегося на коротком дне. В центре апекса расположена центральная зона, характеризующаяся крупными клетками, большими ядрами и ядрышками (рис. 198, 1). Боковая зона, окружающая центральную зону, состоит из меристематических клеток с крупными ядрышками и мелкими вакуолями. Эти клетки дают начало листовым зачаткам (рис. 198, 3). Ниже центральной расположена медуллярная зона, характеризующаяся правильно расположенными клетками, сильно вакуолизированными, дающими начало сердцевине стебля (рис. 198, 2).

Схемы апексов, на которых отмечены митозы у контрольных растений и растений, получивших индукцию и обработанных гиббереллином непосредственно после окончания воздействия, показывают, что у контрольных растений митозы сосредоточены главным образом в боковых зонах апекса, в то время как в центральной и медуллярной зонах делений почти нет (рис. 199). При воздействии 6 длинными днями картина распределения митотической активности в апексе меняется: появляются митозы как в центральной, так и в медуллярной зонах. Обработка 6 каплями

гиббереллина приводит к тому, что количество митозов в медуллярной меристеме возрастает, а при воздействии 12 каплями гиббереллина становится значительно выше, чем во всех остальных вариантах.

При сопоставлении схематических рисунков апексов с данными по высоте стеблей видно, что увеличению высоты стебля соответствует усиление митотической активности медуллярной зоны меристемы апекса. Следовательно, именно этот участок апикальной меристемы определяет рост стебля. Не менее важен и тот факт, что митотическая активность в медуллярной меристеме апексов, обработанных гиббереллином, значительно выше, чем в апексах контрольных растений, а также у растений, получивших соответствующее число длинных дней. Сравнение показывает, что гиббереллины действуют не на весь апекс, а стимулируют митотическую активность только в одной определенной зоне — в медуллярной меристеме.

Как видно из табл. 13, несмотря на повышение митотической активности в медуллярной зоне апекса растений, обработанных гиббереллином, центральная зона остается неактивной, и количество митозов в этой зоне одинаково низкое. Митотическая активность в медуллярной зоне апексов растений, индуцированных длинным днем, выражена слабее, но вместе с тем намечается усиление митотической активности в центральной зоне апексов. Вероятно, это связано с последующей более быстрой дифференцировкой апексов, индуцируемой длинным днем.

Наши данные совпадают с данными Сакса и др. [Sachs et al., 1959], что обработка гиббереллином значительно увеличивает число клеточных делений в медуллярной меристеме. Относительно же действия гиббереллина и длинного дня на верхушечную меристему рудбекии полученные нами данные показывают, что, несмотря на одинаковый конечный результат, эффективность действия гиббереллина и длинного дня различна. Повышение митотической активности центральной зоны апексов и их переход в генеративное состояние проходят под влиянием благоприятной длины дня значительно быстрее, чем под влиянием обработки гиббереллином.

В опытах с периллой рост и развитие растений в разных вариантах также проходили с различной скоростью в зависимости от сроков действия длины дня и гиббереллина [Гукасян и др., 1970]. На рис. 200 хорошо видно, что рост растений, получивших индукцию, по мере увеличения числа коротких дней задерживается, тогда как при воздействии гиббереллином рост растений закономерно усиливается в условиях постоянного длинного дня. Отсюда видно, что скорость роста стеблей растений не определяет скорости их перехода к цветению.

В апексах периллы выявлены те же зоны, что и в апексах рудбекии: центральная, боковая и медуллярная. На рис. 201 представлены схематические изображения апексов контрольных растений и растений, получивших 3 и 6 коротких дней и 3 и

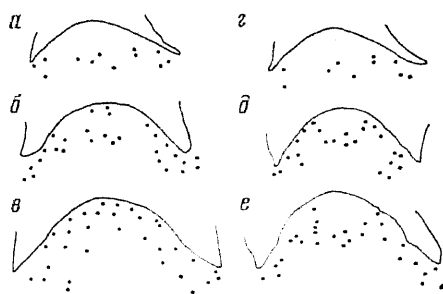
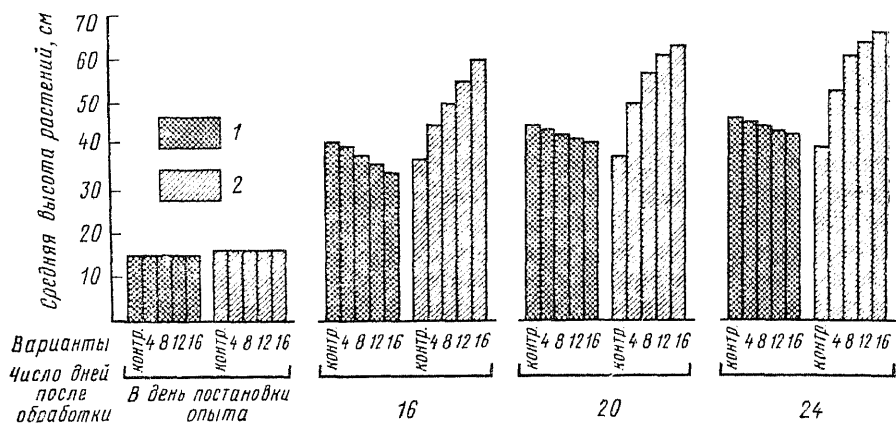


Рис. 200. Влияние индукции коротким днем и обработки гиббереллином на рост периллы красной

1 — индукция коротким днем,
2 — воздействие гиббереллином

Рис. 201. Схема распределения (показаны точками) митозов в апексах периллы красной (увел. 7x90)

а — контроль, б — 3 коротких дня, в — 6 коротких дней, г — контроль, д — 3 капли гиббереллина, е — 6 капель гиббереллина

6 дней обработки гиббереллином, через 8 дней после окончания воздействия. У контрольных растений митозы сосредоточены главным образом в боковой и медуллярной меристемах, в то время как в центральной зоне делений почти не наблюдается (см. рис. 201, а, б). При воздействии 3 короткими днями картина митотической активности апекса меняется: митозы появляются в центральной зоне, одновременно возрастает количество митозов в боковой зоне (см. рис. 201, в). При воздействии 6 короткими днями в центральной зоне количество митозов возрастает (см. рис. 201, г).

Таким образом, воздействие благоприятным коротким днем вызывает появление митозов в центральной и боковой зонах верхушечной меристемы.

При сопоставлении митотических индексов контрольных и индуцированных растений видно, что по мере увеличения числа коротких дней митотическая активность в медуллярной зоне ослабевает (табл. 13). Сравнение этих результатов с данными по высоте растений показывает, что более слабая митотическая активность в этой зоне соответствует меньшей высоте стеблей ра-

Таблица 13

Развитие периллы и митотические индексы в апексах на длинном дне (ДД), после индукции коротким днем (КД) и обработки гиббереллином (ГК) на длинном дне

Воздей- ствие	Число дней до цве- тения	Митотический индекс		Воздей- ствие	Число дней до цве- тения	Митотический индекс	
		централь- ная зона	медулляр- ная зона			центрально- ная зона	медулляр- ная зона
ДД	0	0	$2,8 \pm 0,16$				
ЗКД	0	— *	—	ЗГК	0	—	—
6КД	34	$4,0 \pm 0,33$	$2,2 \pm 0,16$	6ГК	0	0	$3,2 \pm 0,2$
9КД	26	$10,1 \pm 0,32$	$2,1 \pm 0,16$	9ГК	0	$0,2 \pm 0,19$	
12КД	24	$10,5 \pm 0,24$	$2,0 \pm 0,19$	12ГК	0	$0,4 \pm 0,25$	$5,9 \pm 0,28$

* Подсчета не проводили.

стений. При воздействии гиббереллином митотическая активность в боковой и медуллярной зонах возрастает, а в центральной зоне митозов почти нет. Подобное распределение митотической активности в медуллярной и боковой зонах и отсутствие митозов в центральной зоне указывают на то, что гиббереллин действует не на весь апекс, а на его определенную зону — на медуллярную меристему. Большая митотическая активность медуллярной зоны под действием гиббереллина наблюдается у растений, имеющих наиболее высокие стебли.

Это свидетельствует о непосредственной роли медуллярной зоны в образовании стеблей и совпадает с тем, что было получено при изучении длиннодневного вида рудбекии [Чайлахян и др., 1969]. Таким образом, благоприятный для периллы короткий день стимулирует митотическую активность в центральной зоне, тогда как воздействие гиббереллином, не затрагивая центральной зоны, активирует митотическую активность медуллярной зоны.

Сопоставление данных, полученных на длиннодневном виде рудбекии и короткодневном — перилле, свидетельствует об одинаковом характере действия гиббереллина: у обоих видов он усиливает активность медуллярной зоны апекса растений, стимулируя рост стебля. Вместе с этим имеется и существенное различие: митотическая активность центральной зоны у периллы при обработке гиббереллином не изменяется, тогда как у рудбекии она активизируется. В связи с этим у периллы в отличие от рудбекии воздействие гиббереллином на верхушечные почки в условиях длинного дня не вызывает образования цветочных органов.

КОМПЛЕКСНОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА АПЕКСЫ РУДБЕККИ И ПЕРИЛЛЫ БЛАГОПРИЯТНОЙ ДЛИНЫ ДНЯ И ГИББЕРЕЛЛИНА

При кратковременной индукции, благоприятной для зацветания длинной дня, цветение растений значительно ускоряется при одновременной их обработке гиббереллином (табл. 14).

Как видно из табл. 14, под влиянием одновременного воздействия длинным днем и гиббереллином наблюдается максимальное

Таблица 14

Развитие рудбекии и митотические индексы в апексах на коротком дне (КД) после индукции длинным днем (ДД) и обработки гиббереллином (ГК) на коротком и длинном дне

Воздействие	Число дней до стрелкования	Число дней до бутонизации	Митотический индекс	
			центральная зона	медуллярная зона
КД	0	0	0	0
2ДД	33	93	$3,9 \pm 0,6$	$4 \pm 0,8$
2ГК на КД	20	86	$0,2 \pm 0,01$	$1,0 \pm 0,2$
2ГК на ДД	5	39	$5,7 \pm 0,8$	$3,7 \pm 0,7$
4ДД	9	51	$5,9 \pm 0,3$	$3,3 \pm 0,6$
4ГК на КД	4	40	$0,6 \pm 0,1$	$3,0 \pm 0,5$
4ГК на ДД	3	34	$8,7 \pm 0,7$	$2,9 \pm 0,5$

ускорение зацветания рудбекии и максимальное увеличение митотической активности в центральной зоне, причем чем большее число длинных дней и капель гиббереллина получают растения, тем более значительно это увеличение. Сопоставление данных по митотическому индексу, как и в предыдущих опытах, показывает, что более значительная активация центральной зоны приводит к более быстрому зацветанию, в то время как максимальная активация медуллярной зоны вызывает быстрое стрелкование растений.

В опытах с периллой красной при индукции коротким днем растения, обработанные гиббереллином, зацвели раньше контрольных экземпляров [Миляева и др., 1970; Гукасян, 1970].

Полученная ранее корреляция между ускорением цветения и задержкой роста наблюдается и в рассматриваемых опытах. При увеличении числа коротких дней, полученных растениями, бутонизация и цветение ускоряются, а высота растений последовательно уменьшается.

Однако эта корреляция полностью нарушается в вариантах, где растения одновременно получают индукцию коротким днем и обрабатываются гиббереллином. Эти растения бутонизируют и за-

цветают значительно раньше необработанных гиббереллином и вместе с тем превышают их по высоте в 1,5—2 раза.

Это свидетельствует о том, что при эвокации цветения после фотопериодической индукции 6—8 короткими днями обработка гиббереллином у растений периллы красной вызывает двойное действие: ускоряет и рост стеблей, и цветение растений.

Сочетание индукции короткими днями с обработкой гиббереллином приводит прежде всего к ускорению дифференциации апексов, что имеет следствием и более раннее бутонизацию и зацветание.

Полученные результаты согласуются с наблюдениями Линкольна и Хамнера [Lincoln, Hamner, 1958], что при индукции коротким днем влияние гиббереллина сказывается на ускорении дифференциации апексов у растений другого короткодневного вида — дурнишника.

Сопоставление полученных данных об ускорении под действием гиббереллина дифференциации апексов и образования цветочных органов у типичных короткодневных видов (периллы, дурнишника и др.) при одновременной индукции коротким днем с теми фактами, что в условиях длинного дня указанный эффект от гиббереллина полностью отсутствует, позволяет сделать следующие выводы: 1) гиббереллин непосредственно не вызывает дифференциации апексов и ускорения образования цветочных органов у растений короткодневных видов; 2) гиббереллин ускоряет рост стеблей растений короткодневных видов и, по-видимому, активирует меристему апексов, повышая ее способность к дифференциации и образованию цветочных органов. Это свидетельствует о том, что в процессе эвокации важно не только наличие двух компонентов гормональной системы цветения — антезинов и гиббереллинов, но и определенная последовательность в их действии. Особенно наглядно это положение подтверждается в опытах по одновременному влиянию недостаточной для зацветания фотопериодической индукции, вызывающей эвокацию цветения, и обработки ГК, который дается до эвокации, в период эвокации или после нее.

Если растения периллы подвергали фотопериодической индукции в течение 2 или 4 коротких дней одновременно с обработкой 4 каплями гиббереллина, митотический индекс центральной зоны составлял $4 \pm 0,2$ и $7,9 \pm 0,5$, а медуллярной $6,9 \pm 0,9$ и $3,9 \pm 0,9$. Если фотопериодическую индукцию давали перед обработкой гиббереллином, то соответственно $2,4 \pm 0,6$ и $5,9 \pm 0,7$ в центральной зоне и $5,4 \pm 0,1$ и $3,2 \pm 0,1$ — в медуллярной. Если же обработку гиббереллином проводили перед фотопериодической индукцией, митотический индекс центральной зоны составлял $8,5 \pm 0,8$ после 2 коротких дней и $8,7 \pm 0,3$ после 4 коротких дней.

Следовательно, в стеблевых апексах растений периллы, обработанных гиббереллином, перед недостаточной для зацветания индукцией в 2 и 4 коротких дня в центральной зоне обнаруживается максимальная митотическая активность, затем по степени

активности следуют стеблевые апексы, получившие обработку ГК одновременно с фотопериодической индукцией и, наконец, получившие сначала индукцию, а затем обработку гиббереллином.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ И ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ДЕЙСТВИЯ ДВУХКОМПОНЕНТНОГО ГОРМОНАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА

Сравнение результатов, полученных на перилле и рудбекии, позволяет выявить как общие, так и специфические черты действия длины дня и гиббереллина на рост, цветение и активацию различных зон стеблевых апексов [Миляева, Чайлахян, 1974].

Так, индукция благоприятными фотопериодами одинаково активирует центральную зону верхушечной меристемы у обоих видов. Следовательно, при переходе растений от вегетативного роста к репродуктивному развитию необходим этап — появление и усиление митотической активности в центральной зоне.

Интересно отметить, что при индукции увеличивающимся числом благоприятных дней митотическая активность медуллярной зоны у обоих видов растений меняется по-разному. У рудбекии постепенное увеличение периода индукции от 2 до 4 дней, соответствующее фазе эвокации цветения, приводит к усилению митотической активности в этой зоне. Однако усиление митотической активности в медуллярной зоне прекращается с переходом в репродуктивную фазу.

Соответственно увеличению дозы гиббереллина усиливается, а затем ослабевает митотическая активность медуллярной зоны.

Таким образом, гиббереллин способствует у рудбекии появлению и дальнейшей стимуляции митотической активности не только в медуллярной, но и в центральной зоне верхушечной меристемы, что впоследствии приводит к переходу растений в генеративное состояние.

У периллы обработка увеличивающейся дозой гиббереллина вызывает в медуллярной зоне изменения, аналогичные описанным для рудбекии. Однако в отличие от рудбекии в центральной зоне верхушечной меристемы периллы при обработке гиббереллином митозов не наблюдается. Митотический индекс центральной зоны у всех вариантов приближается к нулю, а в медуллярной зоне с увеличением количества гиббереллина он увеличивается. Таким образом, у короткодневного вида — периллы гиббереллин стимулирует активность в медуллярной зоне, но не затрагивает центральную зону верхушечной меристемы.

Следовательно, гиббереллин одинаково стимулирует митотическую активность медуллярной зоны у обоих фотопериодических видов с той только разницей, что у длиннодневных розеточных растений он вызывает появление митозов, а у короткодневных стеблевых форм он стимулирует существующую митотическую активность медуллярной зоны.

Появление и дальнейшее усиление митотической активности в медуллярной зоне у рудбекии и ее последующее распространение в центральной зоне наводят на мысль, что в период эвокации гиббереллина первоначально действует непосредственно на медуллярную зону, а его действие на центральную зону является вторичным. Имеющиеся в литературе данные также показывают, что гиббереллин действует избирательно на определенную зону апекса, а не на весь апекс, и этой зоной является медуллярная [Lang, 1965; Bernier et al., 1967]. Кроме этого, отсутствие митозов в медуллярной зоне у розеточного вида — рудбекии и их наличие у стебельного вида — периллы ясно показывает, что медуллярная зона ответственна за образование стебля у обоих видов растений.

Полученные результаты можно объяснить с помощью концепции двухфазности цветения [Чайлахян, 1957, 1958]. Цветение всех растений происходит в две фазы: во время первой образуются цветочные стебли, а во второй — цветки. У длиннодневных видов критической является фаза образования цветочных стеблей, и она осуществляется только в условиях длинного дня или под воздействием гиббереллина. У короткодневных видов критической является фаза образования цветков, которая проходит только в условиях короткого дня.

Стимуляция митотической активности медуллярной зоны происходит под влиянием веществ (гиббереллина), возникающих в первую фазу цветения, т. е. во время образования и роста стеблей. Стимуляция митотической активности центральной зоны осуществляется под влиянием веществ (антезинов), возникающих во вторую фазу цветения, т. е. при образовании цветков. Это отражает ту последовательность, в которой активируются зоны при переходе к цветению.

Бернье с соавт. [Bernier et al., 1977] на другом длиннодневном виде — горчице белой получили такую же последовательность в активации зон апексов при зацветании: раньше всего переходят в митоз клетки стержневой, или, как мы ее называем, медуллярной зоны. Однако, по мнению авторов, клетки этой зоны не могут рассматриваться как клетки-мишени для флорального стимула, так как эта зона исчезает во время цветения. Хотя Бернье также пришел к заключению, сделанному ранее нами, что флоральный стимул состоит из двух компонентов, однако первым компонентом Бернье считает не гиббереллины, а цитокинины [Bernier et al., 1977]. В работе Ланга [Lang, 1965], а также в наших работах показано, что по крайней мере у розеточных форм длиннодневных видов клетками-мишенями для гиббереллинов являются клетки медуллярной зоны. Первоначальная активация именно этой зоны является необходимым условием для зацветания розеточных растений. Тем более что обработка растений экзогенно вводимыми цитокининами ни в опытах Бернье с горчицей белой [Bernier et al., 1977], ни в наших опытах с рудбекией [Чайлахян и др., 1970] цветения растений не вызывала.

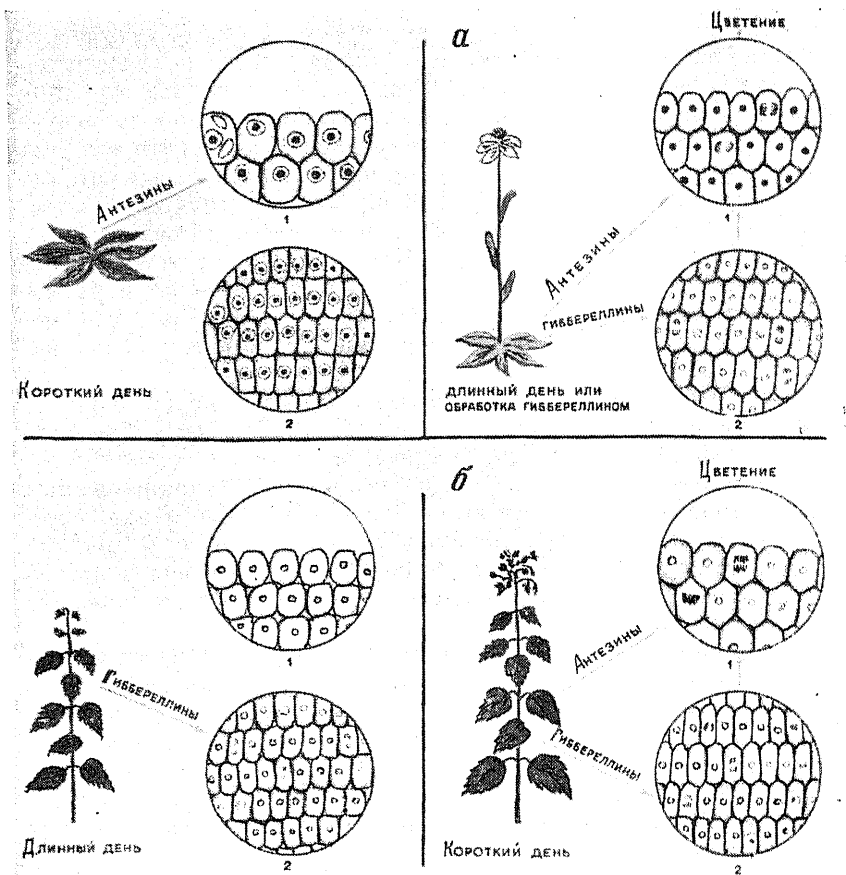


Рис. 202. Локализация и последовательность действия гиббереллинов и антезинов в стеблевых апексах растений рудбекии двухцветной (*a*) и периллы красной (*б*)

1 — центральная зона, 2 — медуллярная зона

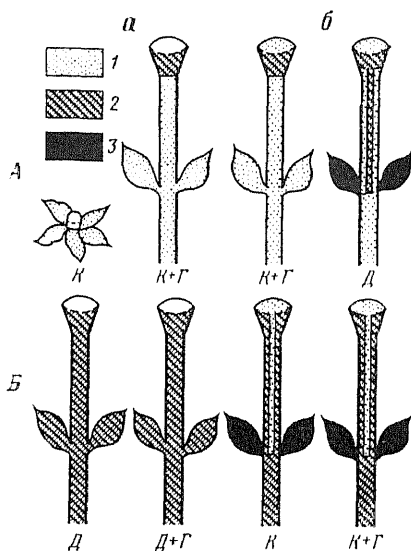
Вся совокупность данных, полученных нами различными методами при изучении воздействия на растения рудбекии и периллы гиббереллина и фотопериодической индукции, позволила предложить общую схему функционирования отдельных зон стеблевых апексов на стадии эвокации цветения, выявить локализацию действия двухкомпонентной гормональной системы цветения при переходе растений из вегетативного состояния в репродуктивное.

На рис. 202 показана последовательность активации зон апексов и избирательного действия гормонов цветения — антезинов и гиббереллинов — в период эвокации цветения.

Растения рудбекии на коротком дне в розетке содержат только один компонент гормонов цветения — антезин. Под влиянием

Рис. 203. Апикальная модель цветения растений. Локализация действия гормонов цветения в апексах растений при переходе к цветению

- А — длиннодневный вид — рудбекия,
 Б — короткодневный вид — перилла;
 К — короткий день,
 К+Г — обработка гиббереллином на коротком дне;
 а — начало обработки,
 б — конец обработки,
 Д — длинный день,
 Д+Г — обработка гиббереллином на длинном дне;
 1 — антезины;
 2 — гиббереллины,
 3 — антезины+гиббереллины



обработки гиббереллином митотическая активность увеличивается сначала только в медуллярной зоне, а затем под влиянием эндогенных антезинов и в центральной зоне. На длинном дне сохраняется тот же самый порядок активации: под влиянием фотопериодической индукции длинным днем сначала активируется медуллярная зона, а затем центральная (рис. 203).

Растения периллы красной на длинном дне содержат гиббереллины. Медуллярная зона этого растения активна. Центральная зона при этом остается неактивной ввиду отсутствия антезинов и активности в центральной зоне (рис. 203).

При одновременном воздействии кратковременной короткодневной индукцией и гиббереллином решающее значение имеет последовательность обработки. Для зацветания необходимо усиление митотической активности сначала в медуллярной зоне, а затем в центральной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Совокупность рассмотренных данных указывает на существование четкой избирательности действия каждой группы гормонов — гиббереллинов и антезинов — на вполне определенные зоны апексов («клетки-мишени»). Локализация, или избирательность действия гормонов цветения на различные зоны апексов, в свою очередь, обуславливает последовательность активации сначала медуллярной, а затем центральной зон апексов. Последовательность активации различных зон апексов под воздействием благоприятной для цветения длины дня и обработки гиббереллином совпадает с той же последовательностью действия бикомпонентной си-

стемы гормонов цветения, которая была ранее постулирована для целых растений.

Процесс эвокации цветения начинается с того момента, когда в стеблевых почках растений появляются оба компонента комплементарного бикомпонентного комплекса гормонов цветения — флоригена, и заканчивается образованием флоральных бугорков. Флориген — конечное звено в цепи реакций индукции и начальное звено в цепи реакции эвокации цветения. Если процессы, лежащие в основе индукции цветения, связаны с биосинтезом, распределением и функциональной деятельностью фитогормонов, то процессы, лежащие в основе эвокации, связаны с первичными изменениями в клетках апикальной меристемы. К ним относятся такие изменения, как появление новых белков, активация синтеза и распада нуклеиновых кислот, активация энергетических процессов.

Физиологические и структурные изменения апексов, происходящие при эвокации цветения, имеют общий характер у растений различных биотипов, в том числе у короткодневных, длиннодневных и нейтральных видов.

Таким образом, данные, полученные нами при изучении цитофизиологических изменений в стеблевых апексах в период эвокации цветения, подтверждают и развивают представления о бикомпонентном комплементарном комплексе гормонов цветения.

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЯВЛЕНИЯ ПОЛА У РАСТЕНИЙ

Эволюция растительного и животного мира привела к эволюции форм размножения организмов. Наиболее прогрессивной формой в органическом мире стало половое размножение. Значение полового процесса в филогенезе заключается в том, что при оплодотворении образуются организмы с двойственной наследственностью, а это обеспечивает их большую устойчивость и приспособляемость к постоянно изменяющимся условиям жизни.

В опытах Корренса [Cortens, 1906] со скрещиванием мужских и женских растений брионии двудомной (*Brionia dioica*) между собой и с растениями однодомной брионии (*Brionia alba*) была впервые доказана генетическая основа определения пола. Дальнейшие исследования в этом направлении привели к открытию половых хромосом, или гетерохромосом, обозначаемых как X- и Y-хромосомы [Морган, 1937]. Существование такого хромосомного механизма определения пола позволяет регулировать число мужских и женских особей у многих видов организмов.

В большинстве случаев у видов двудомных растений женские растения в половой паре имеют две идентичные хромосомы X и X, мужские — гетерохромосомы X и Y, у двух типичных двудомных видов — конопли *Cannabis sativa* L. и шпината *Spinacia oleracea* L. — главные гены, определяющие сексуализацию, находятся в этих хромосомах [Frankel, Galun, 1974]. Таким образом, генетический контроль определения пола у данных растений является весьма четко и в настоящее время ни у кого не вызывает сомнений.

Однако проявление пола в естественной и экспериментальной обстановке подвержено большим колебаниям, которые вызываются как условиями среды, так и различными внешними воздействиями. Наиболее существенные факторы внешней среды, влияющие на проявление пола, — это длина дня, интенсивность света, температура, минеральное питание и состав окружающего воздуха [Минина, 1962; Джанаридзе, 1963; Мауриня, Берзиня-Берзите, 1974].

Влияние фитогормонов на соотношение полов у двудомных растений и однодомных с раздельнополыми цветками весьма важно. Уже давно было показано, что при обработке растений

конопли растворами ауксинов увеличивается число женских растений [Heslop-Harrison, 1956, 1957], а при обработке растений кукурузы этими растворами наблюдаются признаки феминизации растений [Молотковский, 1961, 1968]; позднее в опытах с опрыскиванием растений растворами этрела (2-хлор-этилфосфорная кислота) был получен подобный же эффект на огурцах [Heslop-Harrison, 1963] и конопле [Mohan Ram, Jaiswal, 1972]. Вместе с тем было показано, что обработка растений конопле растворами гиббереллина вызывает усиление мужской сексуализации [Жуков и др., 1963; Atal, 1959; Kohler, 1964b; Mohan Ram, Jaiswal, 1972], но это влияние тормозится, если одновременно производится их обработка раствором АБК [Mohan Ram, Jaiswal, 1972].

Большое разнообразие высказанных представлений о механизмах гормональной регуляции проявления пола у растений связано с тем, что фитогормоны и ингибиторы испытывали на различных видах растений в разном возрасте и фазе развития и обработку их проводили в основном опрыскиванием надземных частей растений. Кроме того, многие исследователи изучали действие регуляторов роста на пол растений при экзогенном их введении, не исследуя уровня содержания и биологической активности эндогенных фитогормонов и ингибиторов.

Исследования проблемы пола проводились в лаборатории роста и развития совместно с В. Н. Хряниным в течение 5 лет, и их результаты были опубликованы в нашей совместной книге «Пол растений и его гормональная регуляция». Настоящая глава содержит краткое изложение основных разделов этой книги.

ИНТЕГРАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ ПРОЯВЛЕНИЯ ПОЛА У РАСТЕНИЙ

Для изучения гормональной регуляции проявления пола у растений нами совместно с В. Н. Хряниным [Чайлахян, Хрянин, 1982] была разработана специальная модельная система. Программа работы заключалась в последовательном решении трех вопросов: 1) когда происходит явление (в каком возрасте), 2) где оно происходит (в каких органах) и 3) что происходит (какие внутренние изменения наблюдаются)? Объектами исследования были двудомные растения короткодневного вида — конопля (*Cannabis sativa*) сорта ЮС-6 и длиннодневного вида — шпинат (*Spinacia oleracea*) сорта Виктория. В другой серии опытов были взяты однодомные растения с раздельнополоыми цветками двух видов: огурцы (*Cucumis sativus*) сорта Неросимые и кукуруза (*Zea mays*) сортов Воронежская и Одесская 10.

Опыты, предпринятые для решения первого вопроса (когда, в каком возрасте начинается проявление пола), показали, что дифференциация апексов, характерная для мужских и женских растений, наступает очень рано: в фазу появления 3-й пары листьев у конопля [Хрянин, Миляева, 1977] (рис. 204) и в фазу

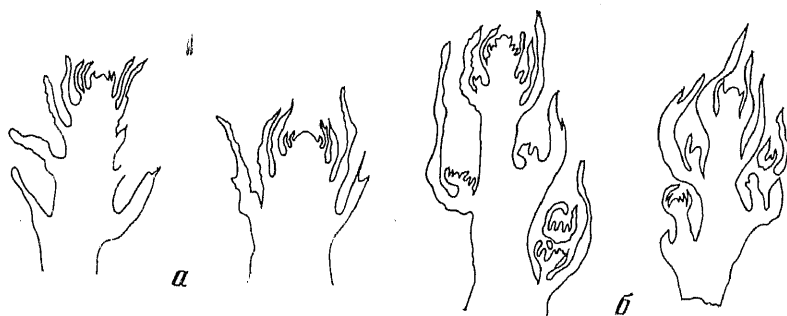


Рис. 204. Критическая фаза проявления пола у конопли

Дифференциация апексов у семян конопля в возрасте: а — 18 дней, в фазу формирования 3-й пары листьев; б — 32 дня, с зачатками женских и мужских цветков

формирования 3-го листа у шпината. Эти опыты показали, что фитогормоны и ингибиторы следует вводить в семена на самой ранней фазе их развития. В связи с этим были проведены опыты по воздействию фитогормонами на растения путем предпосевной обработки семян — введением их через корни молодых проростков, а также в культуре *in vitro* изолированных зародышей семян, которые выращивали на среде Уайта с добавлением и без добавления фитогормонов.

Для выяснения второго вопроса (в каких органах протекают процессы, обуславливающие проявление пола) опыты проводили на молодых сеянцах, отделенных от корней и помещенных в питательную среду Кнона в стеклянные сосуды. Сеянцы делили на 3 группы: 1) с листьями и с вновь регенерировавшими адвентивными корнями, 2) с листьями и без адвентивных корней (корни систематически срезали) и 3) без листьев (листья срезали, кроме 2—3 молодых верхушечных) и с адвентивными корнями. Для выяснения третьего вопроса (какие внутренние изменения лежат в основе проявления пола) сеянцы этих 3 групп подвергали кратковременной обработке фитогормонами и ингибиторами, для чего нижние срезанные концы сеянцев погружали в растворы этих веществ.

Кроме того, были сделаны также и аналитические определения содержания цитокининов и природных гиббереллинов. В фазу бутонизации растений пробы, взятые с листьев и корней, фиксировали жидким азотом и высушивали лиофильным способом. Экстрагирование и последующую очистку цитокининов производили согласно разработанным методам [Конопская, 1977; Letham, Williams, 1969; Van Staden, 1973]; активность цитокининов определяли с помощью биотеста проростков щирицы *Amaranthus caudatus* по оптической плотности бетацанинов [Bigot, 1968; Мазин и др., 1976], а активность гиббереллоподобных веществ определяли с помощью биотеста проростков карликового

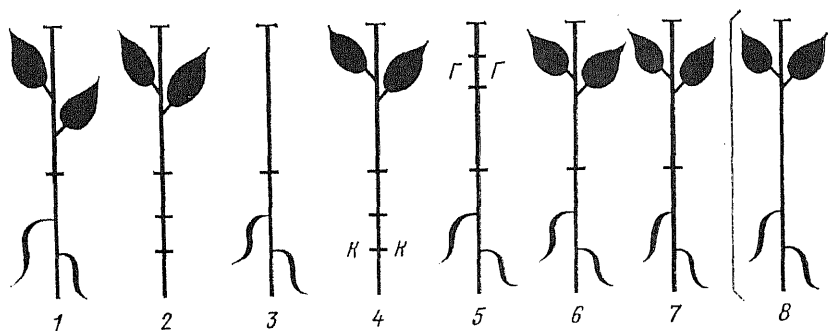


Рис. 205. Интегральная модель проявления пола у растений

1 — листья и корни; 2 — листья, без корней; 3 — листьев нет, корни; 4 — листья, без корней+6-БАП; 5 — листьев нет, корни+ГК; 6 — листья и корни+6-БАП; 7 — листья и корни+ГК; 8 — листья и корни без подрезки в почве; Г — ГК, К — 6-БАП

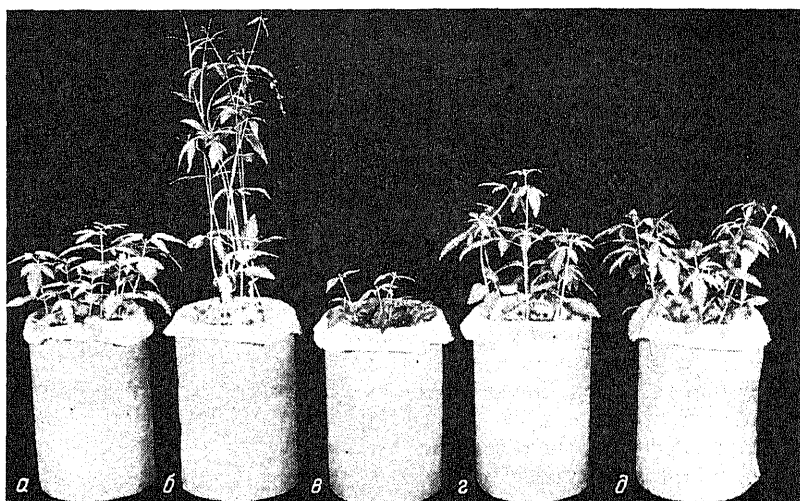


Рис. 206. Влияние фитогормонов на рост и сексуализацию растений конопли при их введении через корни проростков (фото 29.IV 1977 г.)

а — контроль, б — ГК, в — 6-БАП, г — ИУК, д — АБК

гороха [*Pisum sativum*] сорта Пионер [Муромцев, Русанова, 1966].

Вся приведенная выше система опытов, давшая возможность выяснить роль органов и фитогормонов, синтезируемых в них, в проявлении пола, была названа интегральной моделью проявления пола у растений (рис. 205).

ВЛИЯНИЕ ФИТОГОРМОНОВ И ИНГИБИТОРОВ НА СЕКСУАЛИЗАЦИЮ ВИДОВ ДВУДОМНЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ ВВЕДЕНИИ ИХ ЧЕРЕЗ КОРНИ ПРОРОСТКОВ

Опыт по предпосевной обработке семян конопли фитогормонами и ингибиторами выявил те же тенденции в сдвигах пола растений, какие уже были получены в более ранних исследованиях других авторов с опрыскиванием растений водными растворами этих веществ [Хрянин и др., 1978].

Опыты по введению фитогормонов и ингибиторов через корни молодых проростков конопли и шпината показали их необычайно

Таблица 15

Влияние фитогормонов на сексуализацию конопли и шпината при введении их через корни проростков

Вариант	Количество растений, %					
	Мужские	Женские	Интерсексы	Мужские	Женские	Интерсексы
	Конопля			Шпинат		
Контроль	28,6	37,0	34,4	48,3	51,7	—
ГК	84,2	6,5	9,3	78,8	16,3	4,9
6-БАП	—	47,2	52,8	11,2	86,7	2,1
ИУК	—	40,0	60,0	20,8	76,0	3,2
АБК	19,6	38,8	41,6	29,0	71,0	—

высокий эффект воздействия на соотношение мужских и женских растений. В этих опытах семена в течение 3 сут проращивали в темноте, а затем проростки с одинаковыми корнями помещали на 24—28 ч в растворы испытуемых веществ (контрольные оставались в сосудах с водой). Испытывали растворы гиббереллина, ИУК, 6-БАП и АБК. После обработки проростки конопли переносили в сосуды с питательной смесью Кнопа и выращивали в условиях короткого 8-часового дня в камере фитотрона, а проростки шпината высаживали в ящики с почвой и выращивали в условиях длинного 18-часового дня, на естественном свете с дополнительным подсвечиванием ксеноновыми лампами в оранжеее. Результаты опытов показали, что фитогормоны, введенные в корни молодых проростков, вызывают значительные изменения в росте и скорости зацветания растений и большие сдвиги в соотношении полов у конопли и шпината. ГК вызывает проявление доминирующей мужской сексуализации, тогда как 6-БАП и ИУК индуцируют проявление женской сексуализации (рис. 206, 207, табл. 15) [Чайлахян, Хрянин, 1977, 1978а, б].

Эти опыты явились экспериментальным обоснованием для представления о том, что регуляция проявления пола у растений



Рис. 207. Влияние фитогормонов на рост и сексуализацию растений пшпата при их введении через корни проростков (фото 12.XII 1977 г.)

a — контроль;

б — ГК;

в — 6-БАП

с помощью фитогормонов может быть эффективна только на ранней фазе развития растений. Это предположение и было положено в основу всех дальнейших опытов.

РОЛЬ ОРГАНОВ И ФИТОГОРМОНОВ В ПРОЯВЛЕНИИ ПОЛА У ДВУДОМНЫХ РАСТЕНИЙ

Для выяснения роли органов в проявлении пола растения конопля и шпинат выращивали в ящиках с почвой в оранжерее на длинном дне (коноплю до фазы 3-й пары листьев и шпинат до появления 3-го листа), когда стеблевые апексы растений оставались еще в вегетативном состоянии. Затем растения срезали у корневой шейки, помещали в сосуды с питательной смесью Кно-

Таблица 16

Роль корней и 6-БАП в проявлении пола у сеянцев конопля и шпината

Вариант	Мужские		Женские		Мужские		Женские	
	Число растений	%	Число растений	%	Число растений	%	Число растений	%
	Конопля				Шпинат			
С листьями и корнями	8	8,8	83	91,2	7	15,0	96	85,0
С листьями без корней	81	90,0	9	10,0	85	85,0	15	15,0
С листьями без корней + 6-БАП	9	18,8	39	81,2	10	16,4	82	83,6

па и делили на две группы, у контрольных вновь появляющиеся придаточные, или адвентивные, корни оставляли, у опытных их систематически удаляли при сохранении листьев. Удаление корней как у конопля, так и у шпината привело к значительному увеличению числа мужских растений до 80—90%, а их наличие — к повышению числа женских растений до 80—90% (рис. 208, табл. 16). Основываясь на том, что при введении 6-БАП в корни молодых проростков конопля и шпината значительно усиливается женская сексуализация, и принимая во внимание представления Д. А. Сабина [1949] и Мотеса [Mothes et al., 1959; Mothes, 1964] о синтезе в корнях веществ гормонального действия — цитокининов, в облиственные сеянцы конопля и шпината, лишённые корней, в течение 28 ч вводили раствор 6-БАП (15 мг/л) через нижние срезанные концы стеблей. Это привело к значительному увеличению числа женских растений (рис. 209, табл. 16). Из этого следует, что роль корней в проявлении женской сексуализации растений конопля и шпината связана с синтезом в них цитокининов [Чайлахян, Хрянин, 1977, 1978в; Chailakhyan, Khryanin, 1978a, b, c].

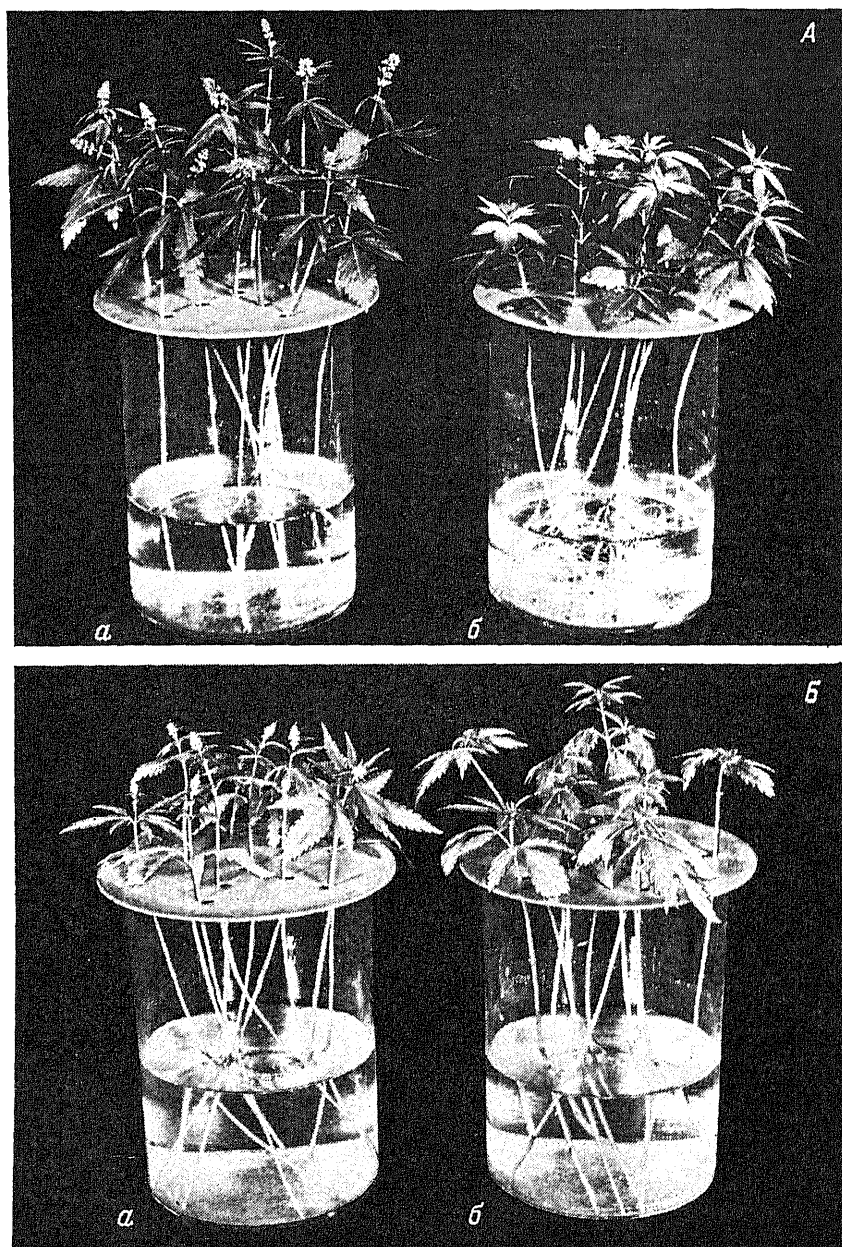


Рис. 208. Роль корней и цитокинина (6-БАП) в проявлении пола у конопли (фото В.У 1977 г.)

А: а — без корней, б — с корнями; Б: а — без корней; б — обработанные 6-БАП

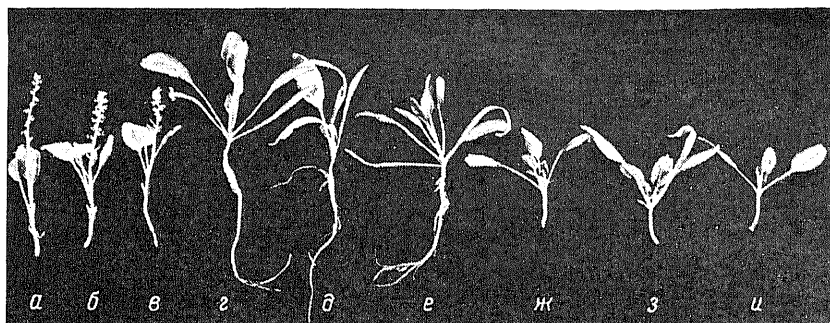


Рис. 209. Роль корней и цитокининов (6-БАП) в проявлении пола у шишната (фото 17.X 1977 г.)

а—в — растения без корней; *г—е* — с корнями; *ж—и* — без корней и обработанные 6-БАП

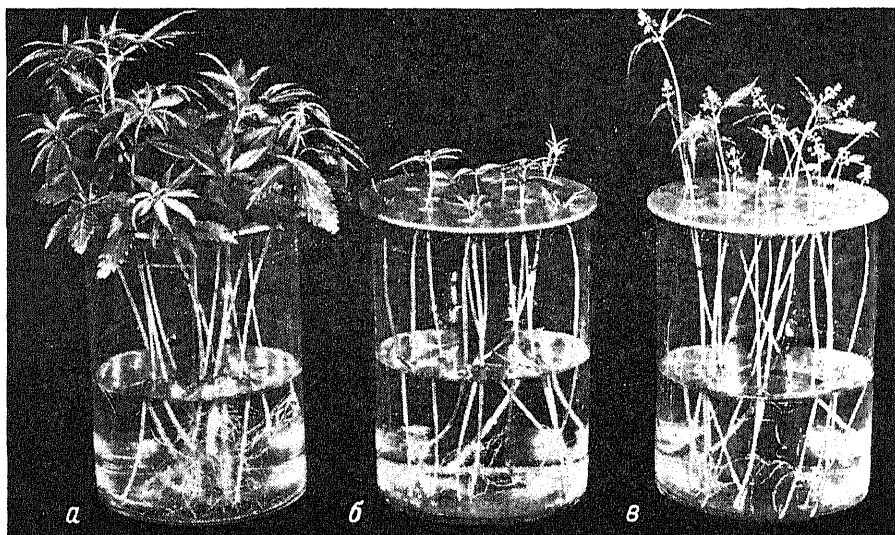


Рис. 210. Роль листьев и гиббереллина в проявлении пола у конопля (фото 13.XII 1977 г.)

а — растения с листьями и корнями, *б* — без листьев с корнями, *в* — обработанные ГК

На основании того, что при введении ГК в корни молодых проростков значительно усиливается мужская сексуализация, и имея в виду наше [Чайлахян, 1971; Chailakhyan, 1972] представление о синтезе гиббереллинов в листьях, в семенах конопля и шишната с адвентивными корнями (но лишённые листьев) в течение 28 ч вводили раствор ГК (25 мг/л) через нижние срезающие концы стеблей. Это приводило к значительному увели-

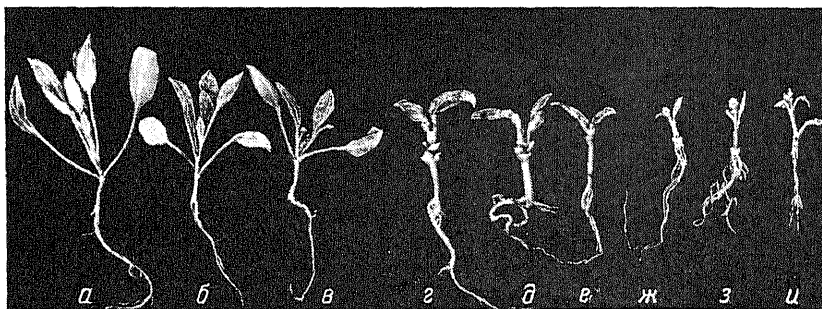


Рис. 211. Роль листьев и гиббереллина в проявлении пола у шпината (фото 18.XI 1977 г.)

а—в — растение с листьями и корнями; г—е — без листьев с корнями;
жс—и — без листьев с корнями и обработанные ГК

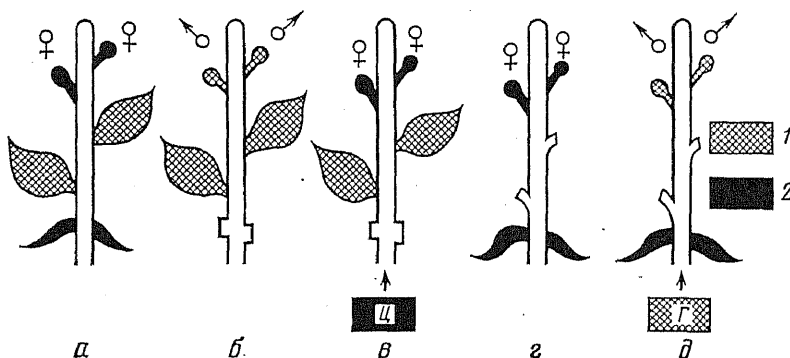


Рис. 212. Роль органов и синтезируемых в них фитогормонов в проявлении пола у двудомных растений

а — с листьями и корнями, б — с листьями без корней, в — с листьями без корней и обработанные 6-БАП, г — без листьев с корнями, д — без листьев с корнями и обработанные ГК; 1 — гиббереллины, 2 — цитокинины (6-БАП)

чению числа мужских растений (рис. 210, 211, табл. 17). Становится ясным, что роль листьев в проявлении мужской сексуализации растений конопля и шпината связана с синтезом в них гиббереллинов [Чайлахян, Хрянин, 1978б; Chailakhyan, Khryanin, 1979].

Общая картина, показывающая роль корней и листьев в сексуализации двудомных растений и значение образования определенных фитогормонов в этих органах в проявлении пола растений, представлена на рис. 212 [Чайлахян, Хрянин, 1977].

Таким образом, было выяснено, что корни и листья играют важную роль в сексуализации растений; корни в проявлении женского пола и листья — мужского. В этой связи следует упомянуть о более ранних исследованиях Г. Х. Молотковского [1961, 1967], который на основе изучения полярности растений

Таблица 17

Роль листьев и ГК в проявлении пола у семян конопли и шпината

Вариант	Мужские		Женские		Мужские		Женские	
	Число растений	%	Число растений	%	Число растений	%	Число растений	%
	Конопля				Шпинат			
С корнями и листьями	15	17,6	70	82,4	16	15,3	89	84,7
С корнями без листьев	18	20,0	72	80,0	14	13,9	87	86,1
С корнями без листьев + ГК	68	80,9	16	19,1	76	76,7	23	23,3

кукурузы и принимая во внимание пространственное расположение женских соцветий — початков в пазухной зоне стебля, прилегающей к корням, и мужских соцветий — метелок в верхней зоне, пришел к выводу, что корневые органы являются детерминантами сексуализации гинцея, а листостеблевые органы — андроея.

РОЛЬ ФИТОГОРМОНОВ И ОРГАНОВ В ПРОЯВЛЕНИИ ПОЛА У ОДНОДОМНЫХ РАСТЕНИЙ С РАЗДЕЛЬНОПОЛЫМИ ЦВЕТКАМИ

Закономерности эффекта действия различных фитогормонов, установленные для двудомных растений — конопли и шпината, получили подтверждение и в отношении однодомных растений с раздельнополыми цветками — огурцов и кукурузы, с которыми были проведены опыты по таким же схемам. В опытах с огурцами выяснилось, что если через корни проростков вводится ГК, то образуются в подавляющем большинстве мужские цветки. В более ранних работах Галуна [Galun, 1959] гетерозиготные женские растения огурцов при многократной обработке ГК превращались в нормальные, т. е. формировали и женские, и мужские цветки. В наших опытах при введении 6-БАП соотношение мужских и женских цветков становилось примерно 1:1, тогда как в контроле оно было 4:1. При введении ИУК и АБК заметные различия в соотношении мужских и женских цветков сравнительно с контролем не наблюдались (рис. 213) [Хрянин, Чайлахян, 1979а].

В опытах, где выяснялась роль листьев и корней в проявлении пола у огурцов, было показано, что при сохранении листьев и удалении корней идет образование преимущественно мужских цветков, а при сохранении адвентивных корней и отсутствии

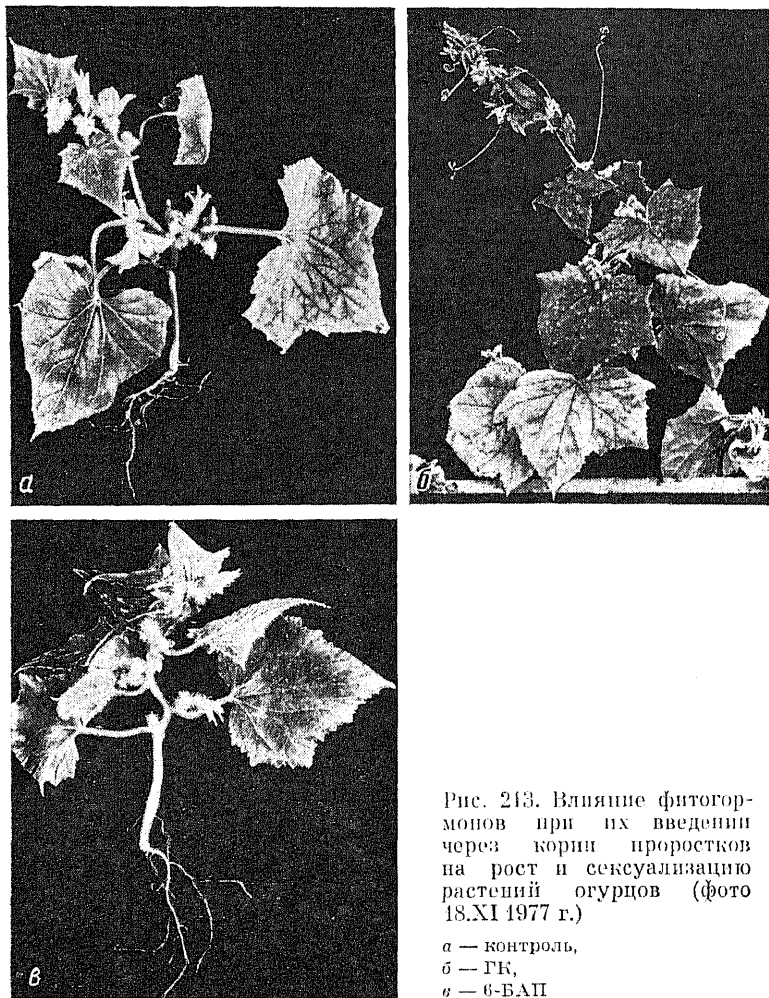


Рис. 243. Влияние фитогормонов при их введении через корни проростков на рост и сексуализацию растений огурцов (фото 18.XI 1977 г.)

а — контроль,
б — ГК,
в — 6-БАП

листьев появляются преимущественно женские цветки. Введение 6-БАП в растения, у которых удаляли корни, приводило к увеличению числа женских цветков (до 45,7%), а введение ГК в растения с удаленными листьями вызывало образование мужских цветков (до 98,6%). Эти результаты показывают, что у огурцов роль листьев в проявлении мужского пола также связана с синтезом в них гиббереллинов, а роль корней в проявлении женского пола — с синтезом в них цитокининов [Хряпин, Чайлахян, 1979б]. Детальные исследования Г. Х. Молотковского [1967, 1968] по изучению полярности и сексуализации тканей у кукурузы привели его к выводу, что растение кукурузы в генеративной фазе развития характеризуется двумя четко выраженными зонами сексуализации тканей: феминизированной (от корневой шей-



Рис. 214. Влияние цитокинина (6-БАП) на сексуализацию растений кукурузы при его введении через корни и путем опрыскивания раствором надземных частей (фото 15.XI 1978 г.)

ки стебля до основания верхнего початка) и маскулинизированной (от междоузлия с верхним початком до верхушки метелки).

В наших опытах [Хрянин, Чайлахян, 1980] 3-дневные проростки кукурузы сорта Воронежская с одинаковыми корнями помещали на 28 ч в сосуды с растворами фитогормонов, контрольные — в сосуды с водой, а затем высаживали в глубокие ящики с почвой в оранжерею в условиях длинного 18-часового дня. Выяснилось, что ГК на 4 дня ускоряла начало образования метелок и усиливала их рост и в то же время на 5 дней задерживала выбрасывание нитей у початков, тогда как 6-БАП и ИУК на 5 дней задерживали выметывание и способствовали более быстрому формированию вторых початков. В другом опыте с кукурузой сорта Одесская 10 при введении 6-БАП (15 мг/л) через корни и последующей обработке верхушек растений кукурузы в фазу 3-го листа у 28 из 36 растений были получены початки в метелках (рис. 214). Подобное, но несколько менее выраженное смещение признаков пола в женскую сторону наблюдалось в ранее проведенных опытах Г. Х. Молотковского [1967] с сортами кукурузы Воронежская и Зубовидная при опрыскивании растений в фазу 2 листьев раствором гетероауксина.

Таким образом, между результатами, полученными в опытах с однодомными растениями огурцов и кукурузы, имеющими раздельнополые цветки, и данными, полученными в опытах с двудом-

пыми растениями — коноплей и шпинатом, обнаружено сходство в действии ГК и 6-БАП на проявление пола, а именно: ГК стимулирует проявление мужского пола, 6-БАП — женского.

РАЗДЕЛЬНОЕ И СОВМЕСТНОЕ ДЕЙСТВИЕ ФИТОГОРМОНОВ И ИНГИБИТОРОВ НА ПРОЯВЛЕНИЕ ПОЛА У КОНОПЛИ

Совершенно очевидно, что в проявлении пола у растений, помимо цитокининов и гиббереллинов, существенное значение имеют также и другие фитогормоны и физиологически активные соединения — ауксин, этилен и такие ингибиторы роста, как АБК,

Таблица 18

Проявление пола у семян конопли при раздельном и одновременном действии фитогормонов и ингибиторов роста

Номер	Вариант	Количество растений, %		
		Мужские	Женские	Интерсексы
Растения без листьев				
1	Контроль	19,0	81,0	—
2	ГК	85,2	14,8	—
3	ССС	25,8	74,2	—
4	ГК + СССР	70,9	29,1	—
Растения без корней				
5	6-БАП	16,4	83,6	—
6	ИУК	28,1	66,6	5,3
7	АБК	39,3	57,4	3,3
8	ССС	32,0	68,0	—
9	Этрел	—	54,1	45,9
10	6-БАП+АБК	34,4	65,6	—

ретарданты СССР и некоторые другие [Сикорский, 1978; Frankel, Galun, 1974].

Для сравнения действия различных фитогормонов и ингибиторов роста на проявление пола и выявления антагонизма в действии некоторых ингибиторов в отношении фитогормонов были проведены опыты с сеянцами конопли по обычной методике. Опыты состояли из двух серий: в первой у сеянцев оставляли все адвентивные корни и удаляли все листья, кроме двух верхних молодых, и испытывали раздельно и совместно действие ГК и СССР; во второй у сеянцев сохраняли все листья и удаляли все вновь появляющиеся адвентивные корни и испытывали раздельно действие 6-БАП, ИУК, АБК, СССР и этилена и совместно 6-БАП и АБК.

Из данных табл. 18 видно, что наибольший эффект на сдвиг пола в мужскую сторону оказывает ГК (вариант 2), а на сдвиг пола в женскую сторону — 6-БАП (вариант 5). Влияние эстрела таково, что чисто мужские растения не появляются, а примерно половина растений — женские, а другая половина — интерсексы, т. е. имеющие мужские, женские и гермафродитные цветки (вариант 9). Вместе с тем выяснилось, что ретардант ССС влияет на сдвиг пола в женскую сторону, причем у сеянцев без листьев и с адвентивными корнями в большей мере, чем у сеянцев без адвентивных корней и с листьями (варианты 3 и 8), а при совместном действии частично снимает эффект ГК (вариант 4). АБК частично снимает эффект 6-БАП на проявление женского пола (вариант 10).

Таким образом, полученные результаты еще раз подтверждают, что ведущими фитогормонами в проявлении мужского и женского пола у конопля являются гиббереллины и цитокинины, действие которых осуществляется одновременно с другими фитогормонами и ингибиторами [Хрянин, Чайлахян, 1979в].

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ЦИТОКИНИНОВ И ГИББЕРЕЛЛИНОВ В СВЯЗИ С ПРОЯВЛЕНИЕМ ПОЛА У ДВУДОМНЫХ РАСТЕНИЙ

Для более полного и точного представления о роли органов и синтезируемых в них фитогормонов в проявлении пола у двудомных растений нами были предприняты определения биологической активности цитокининов и гиббереллинов в листьях и корнях конопля и шпината в фазу, когда дифференциация пола в апексах уже прошла.

Полученные гистограммы показали, что в интактных сеянцах конопля и шпината, выращиваемых в ящиках с почвой, активность цитокининов как в листьях, так и в первичных корнях у женских растений выше, чем у мужских. Большое количество цитокининов в соцветиях женских растений по сравнению с мужскими ранее отметила Энгельбрехт [Engelbrecht, 1973]. Много цитокининов было обнаружено в листьях женских сеянцев конопля и шпината, образовавших адвентивные корни, но особенно велико их содержание было непосредственно в адвентивных корнях женских сеянцев с листьями и без них. Очевидно, регенерация адвентивных корней, богатых цитокининами, и их дальнейшее функционирование и обуславливают в наших опытах усиление женской сексуализации. В женских растениях конопля были найдены цитокинины, которые не были обнаружены в мужских растениях.

Гистограммы содержания гиббереллиноподобных веществ или природных гиббереллинов в листьях показали, что у конопля и у шпината в мужских растениях их больше, чем в женских. Это

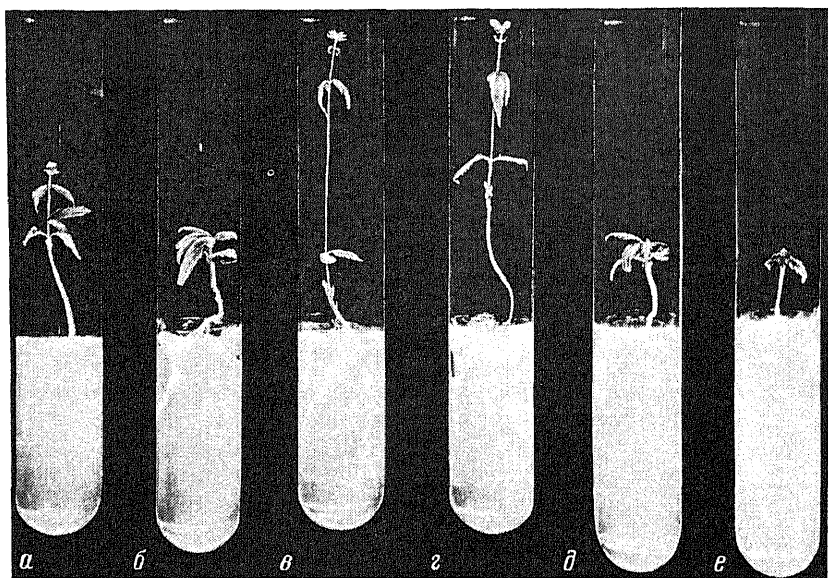
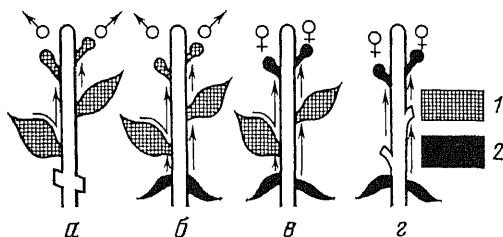


Рис. 215. Регуляция проявления пола у растений конопля в культуре изолированных зародышей (фото 28.VII 1978 г.)

а, б — контроль, в, г — с введением ГК в среду, д, е — с введением 6-БАП в среду.

Рис. 246. Роль органов и синтезируемых в них фитогормонов в проявлении пола у двудомных растений

а — с листьями, без корней;
б, в — с листьями и корнями;
г — без листьев, с корнями;
1 — гиббереллины,
2 — цитокинины



различие было установлено у интактных семян с первичными корнями, выращенных в ящиках с почвой. В листьях мужских семян, лишенных корней, гиббереллинов больше, чем в листьях женских семян, имеющих адвентивные корни. Вместе с тем в листьях мужских семян конопля и шпината, лишенных корней, содержание цитокининов незначительно. По-видимому, высокое содержание природных гиббереллинов и низкое содержание цитокининов в листьях семян, лишенных корней, и являются главной причиной мужской сексуализации.

Совпадение результатов опытов по эффекту действия извне вводимых в растения фитогормонов и данных аналитических определений по динамике изменений тех же фитогормонов, содержащихся в растениях [Хрянин, Чайлахян, 1978г], свидетель-

ствует о достаточно полной достоверности наблюдаемых явлений по сдвигам в соотношении полов у растений двудомных видов — конопля и шпинат.

РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЯВЛЕНИЯ ПОЛА В КУЛЬТУРЕ ИЗОЛИРОВАННЫХ ЗАРОДЫШЕЙ СЕМЯН КОНОПЛИ

В целях изучения прямого эффекта фитогормонов на проявление пола были предприняты опыты с культурой изолированных зародышей конопля, которые высаживали в пробирки на питательную агаризованную среду Уайта и выращивали в факторостатных условиях на свету люминесцентных ламп при температуре 20—22° и влажности 80%. В течение 7 дней пробирки с зародышами находились на 16-часовом дне, а затем до конца опыта — на коротком 8-часовом дне. Всего было три варианта: 1) зародыши высаживали в пробирки со средой Уайта без гормонов, 2) в среду вводили ГК (12,5 мл/л), 3) добавляли 6-БАП (5 мл/л). В трех последовательно проведенных опытах были получены идентичные результаты: ГК, введенная в питательную среду, стимулировала рост зародышей, ускоряла цветение мипиаторных сеянцев и вызывала на 95,6—100% появление мужских растений, 6-БАП тормозил рост зародышей, задерживал цветение сеянцев и вызывал на 92,6—97,7% появление женских растений (рис. 215) [Чайлахян, Хрянин, 1979].

Таким образом, выяснилось, что воздействие ГК и 6-БАП на изолированные зародыши конопля оказывает более сильный эффект на проявление пола, чем когда эти фитогормоны вводятся через корни на ранней фазе развития проростков или через срезанные нижние концы стеблей молодых сеянцев конопля.

ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ПРОЯВЛЕНИИ ПОЛА У ДВУДОМНЫХ И ОДНОДОМНЫХ РАСТЕНИЙ С РАЗДЕЛЬНОПОЛЫМИ ЦВЕТКАМИ

Общая картина влияния разных органов и фитогормонов на проявление пола у двудомных растений может быть представлена в виде схемы (рис. 216), на которой видно, что в листьях синтезируются гиббереллины, которые движутся к верхушечным почкам побегов, вызывают в них изменения и способствуют проявлению мужского пола (рис. 216, 1), в корнях же образуются цитокинины, поступающие в верхушечные почки побегов и стимулирующие проявление женского пола (рис. 216, 4).

В благоприятной природной обстановке, когда создается определенный баланс гормонов, проявление пола контролируется генетическим аппаратом — и мужские, и женские растения появляются в одинаковом соотношении (рис. 216, 2, 3) [Чайлахян, Хрянин, 1982].

Механизм действия фитогормонов у однодомных растений с раздельнополыми цветками несколько сложнее в связи с тем, что мужские и женские цветки расположены на одном и том же растении. Например, у огурцов на первом этапе развития появляются только мужские цветки, на втором — женские и мужские и на третьем — в основном женские [Frankel, Galun, 1974]. Вероятно, это связано с тем, что на первом этапе листовая масса более развита, чем корневая система, и в растении больше накапливается гиббереллинов; на втором этапе листовая масса и корневая система развиты достаточно хорошо и в растении накапливаются как гиббереллины, так и цитокинины; наконец, на третьем этапе в связи с более ранним ослаблением функциональной активности листьев в растении преобладают цитокинины, поступающие с пасокой из корневой системы [Хрянин, Чайлахян, 1979а].

У кукурузы в соответствии с представлением Г. Х. Молотковского [1961, 1968] можно предположить, что образование женских цветков (початков) в нижней зоне, прилегающей к корневой системе, связано с более легким притоком в эту зону цитокининов из корней, тогда как образование мужских цветков (метелок) в верхней зоне связано с притоком гиббереллинов из листьев.

ПРОЯВЛЕНИЕ ПОЛА У КОНОПЛИ ПРИ ДЕЙСТВИИ ФИТОГОРМОНАМИ И ИНГИБИТОРАМИ НУКЛЕИНОВОГО И БЕЛКОВОГО ОБМЕНА

При изучении роли фитогормонов в растениях большое внимание уделяется выяснению их действия на стимуляцию и индукцию синтеза нуклеиновых кислот и белков [Кулаева, 1973; Муромцев, Агнестикова, 1973]. Нами была сделана попытка подойти к выяснению внутренних путей регулирующего действия фитогормонов на проявления пола. С этой целью были проведены опыты, в которых наряду с фитогормонами — ГК и 6-БАП использовались ингибиторы, тормозящие репликацию, — антибиотик митоминцил, транскрипцию — антибиотик актиномицин Д и трансляцию — антибиотик пуромицин Д, которые применялись в минимальных эффективных концентрациях, не вызывающих остановки роста и внешних повреждений. Опыты ставили с сеянцами конопля, достигшими фазы формирования 3-й пары листьев, срезанными у корневой шейки и культивируемыми в сосудах с растворами Кюпа. В первой серии, после того как началась регенерация адвентивных корней, удаляли листья и сохраняли корни; в течение первых 28 ч через нижние срезанные концы стеблей вводили ГК, а затем в течение 28 ч — слабые растворы ингибиторов. Выяснилось, что эффект мужской сексуализации, вызываемый ГК, снимается только актиномицином Д, тогда как другие ингибиторы не подавляли влияния ГК (рис. 217, табл. 19). Из этого следует, что ГК, по-видимому, действует на проявление пола у растений конопля на уровне транскрипции.

а — растения без листьев, с корнями+ГК;
б — растения без листьев, с корнями+ГК+А (актиномицин Д);
в — растения с листьями без корней+6-БАП (П);
г — растения с листьями без корней+6-БАП+М (митоминцип);
д — растения с листьями, без корней+6-БАП+П (пуроминцип)

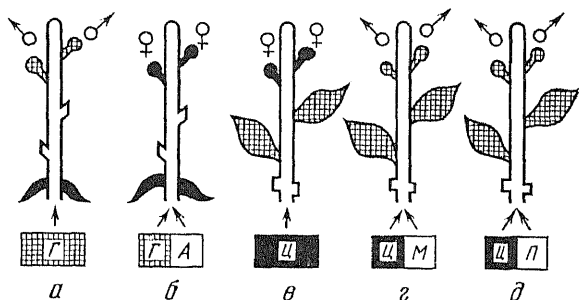


Рис. 217. Проявление пола у конопли при действии фитогормонами и ингибиторами нуклеинового и белкового обмена

Во второй серии все вновь образующиеся адвентивные корни систематически удаляли и оставляли листья: в течение первых 28 ч через срезанные концы стеблей вводили 6-БАП, а затем в течение 28 ч — слабые растворы тех же ингибиторов. Выяснилось, что эффект женской сексуализации, который вызывается 6-БАП, снимается митоминципом, тормозящим репликацию, и пу-

Таблица 19

Проявление пола у семян конопли при одновременном действии фитогормонов и ингибиторов нуклеинового и белкового обмена

Вариант	Количество растений, %		Вариант	Количество растений, %	
	Мужские	Женские		Мужские	Женские
Контроль	26,3	73,7	ГК + пуроминцип	65,2	34,8
ГК	80,9	19,1	6-БАП	23,3	76,7
ГК + митоминцип	66,6	33,4	6-БАП + митоминцип	72,7	27,3
ГК + актиномицин Д	28,5	71,5	6-БАП + актиномицин Д	22,2	77,8
			6-БАП + пуроминцип	75,8	24,2

ромицином, подавляющим трансляцию, но не актиномицином Д (см. рис. 217, табл. 19). Из этого следует, что 6-БАП действует на проявление пола у конопли на уровне репликации и трансляции.

Результаты опытов по влиянию антибиотиков на гормональную регуляцию проявления пола у растений конопли являются лишь косвенным свидетельством участия репликации, транскрипции и трансляции в проявлении пола и нуждаются в подтверждении прямыми аналитическими методами. Тем не менее они

дают основание предполагать, что механизм действия фитогормонов на сексуализацию растений связан с изменением активности генетического аппарата [Чайлахян, Хрянин, 1978г].

ИММУНОХИМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ АПЕКСОВ СТЕБЛЕЙ РАСТЕНИЙ КОНОПЛИ РАЗНОГО ПОЛА

В опытах по выяснению взаимодействия фитогормонов и ингибиторов нуклеинового и белкового синтеза были вскрыты некоторые пути их действия на сексуализацию растений через изменение активности генетического аппарата. Однако имеются и другие подходы к выяснению механизмов регуляции проявления пола на генном уровне. Можно получить такие данные путем выявления различий в белковых спектрах мужских и женских растений. В литературе имеются сведения о том, что листья мужских и женских растений конопля *Mercurialis annua* имеют разный состав белков-антигенов [Durand B., Durand R., 1979].

В качестве объекта подобного рода исследования в опытах служила конопля сорта ЮС-6. Растения выращивали в естественных условиях на опытном участке и в оранжерее на длинном 18-часовом дне. В фазу начала видимого проявления пола у мужских и женских растений срезали апексы стеблей (степень дифференциации зачаточных цветков в апексах оценивали под микроскопом). Собранный материал фиксировали жидким азотом, лиофилизировали и использовали в иммунохимическом анализе. Антигены стеблевых апексов конопля исследовали с помощью антисывороток, полученных от кроликов, предварительно иммунизированных экстрактами стеблевых апексов мужских и женских растений [Ковалева и др., 1980].

Сравнительный анализ (рис. 218) спектров мужских и женских растений показал, что большая часть обнаруженных антигенов оказалась общей для апексов мужских и женских растений (вертикальные линии преципитации). О наличии специфического белка-антигена для апексов женских растений свидетельствует линия преципитации, идущая по диагонали квадрата (см. рис. 218). Этот специфический белок выявляется также и в другой постановке (рис. 219). Нами были получены узкоспецифические антисыворотки как к женским, так и мужским стеблевым апексам. На рис. 220 показана реакция узкоспецифической сыворотки против женских стеблевых апексов только с антигенами женских стеблевых апексов (лунки 1, 4). Поиск специфических белков, характерных для апексов мужских растений, оказался безрезультатным, так как в них не было выявлено антигенов, отсутствующих в апексах женских растений.

Таким образом, проведенный иммунохимический анализ выявил в фазу начала дифференциации пола в апексах женских растений конопля специфический белок, который не выявляется в апексах мужских растений, т. е. различия в белковых спектрах

мужских и женских анексов наблюдаются уже на очень ранних фазах их дифференциации. Если учесть, что в наших опытах по определению биологической активности фитогормонов были найдены цитокинины, которые характерны только для женских растений, то вполне возможно, что этот специфический белок и эти специфические цитокинины образуют в клетках гормон-акцепторный комплекс, регулирующий активность генов, ответственных за проявление женской сексуализации.

ЭКОЛОГО-ГОРМОНАЛЬНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ ПРОЯВЛЕНИЯ ПОЛА У РАСТЕНИЙ

Проявление пола у растений связано с условиями внешней среды, в первую очередь с такими факторами, как длина дня, интенсивность и качество света, температура, влажность и минеральное питание, газовый состав атмосферы. Под влиянием этих факторов в растениях происходят существенные изменения в ходе физиолого-биохимических процессов и в синтезе веществ гормональной природы. Смещение пола и его проявление связано также с воздействием фитогормонов и других веществ высокой физиологической активности, которые непосредственно меняют соотношение в уровне содержания эндогенных фитогормонов, в частности гиббереллинов и цитокининов, наиболее активно влияющих на проявление признаков пола.

Сравнительный анализ данных по регуляции пола с помощью экологических факторов, с одной стороны, и гормональных факторов — с другой, дает основание связать в единую систему воздействие факторов внешней среды, изменения в содержании фитогормонов в растениях и представить себе, каким образом происходит включение и реализация этих воздействий на проявление пола. Схема на рис. 221 показывает, как влияние экологических факторов реализуется через воздействие на эндогенную гормональную систему, которая, в свою очередь, взаимодействует с генетическим аппаратом и обуславливает проявление пола.

Основные факторы внешней среды, влияющие на дифференциацию признаков пола у растений,— это длина дня, температура, минеральное питание и влажность [Чайлахян, Хрянин, 1982]. Ведущая пара фитогормонов, обуславливающих проявление признаков мужского и женского пола, как показали результаты наших исследований,— это цитокинины, синтезируемые в корнях, и гиббереллины, образуемые в листьях. На рис. 221 видно, что те факторы внешней среды, которые благоприятствуют синтезу цитокининов в корневой системе, вызывают проявление женского пола, в то время как факторы, способствующие синтезу гиббереллинов в листьях, обуславливают проявление мужского пола.

Такие факторы, как короткий день, коротковолновый свет, наличие CO₂, высокое содержание азота, высокая влажность и низкая температура, способствующие росту корневых систем,

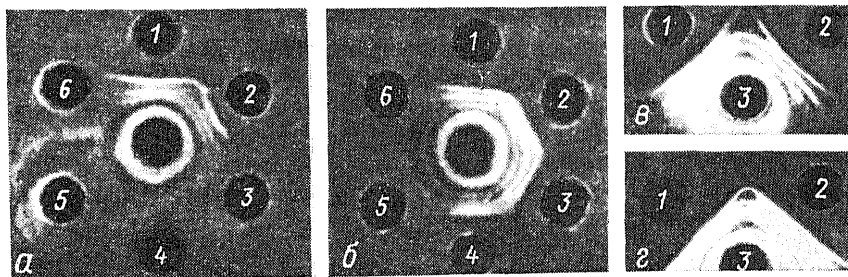


Рис. 218. Белковые спектры апексов стеблей мужских и женских растений конопли

а: в центральной лунке антисыворотка к белкам апексов стеблей мужских растений; 1—6 — антигены апексов стеблей мужских растений в разбавлении от 1:2 до 1:32; *б:* в центральной лунке антисыворотка к белкам стеблей женских растений; 1—6 — антигены стеблей женских растений в разбавлении от 1:2 до 1:32; *в:* 1—2 — антигены апексов стеблей мужских растений; 3 — антисыворотка к белкам апексов стеблей мужских растений; *г:* 1—2 — антигены апексов стеблей женских растений; 3 — антисыворотка к белкам стеблей женских растений

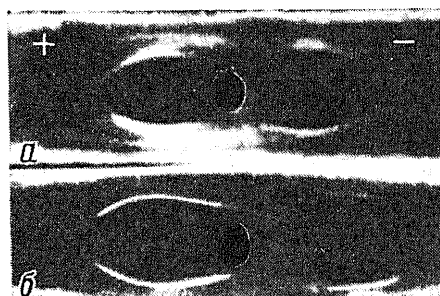


Рис. 219. Иммунофореграммы антигенов апексов стеблей женских (*а*) и мужских (*б*) растений конопли

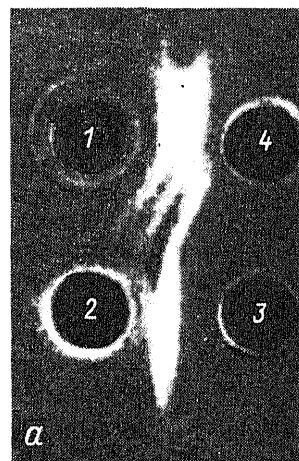
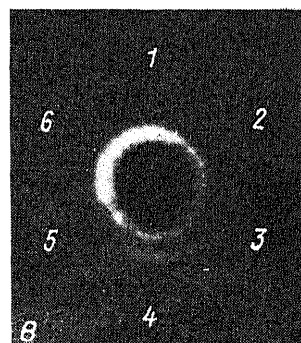


Рис. 220. Сравнение антигенных спектров апексов стеблей мужских и женских растений конопли

а: 1 — антигены апексов стеблей женских растений; 2 — антигены апексов стеблей мужских растений; 3 — антисыворотка к белкам апексов стеблей женских растений; 4 — антисыворотка к белкам апексов стеблей мужских растений; *б:* 1 — антигены апексов стеблей мужских растений; 2 — антигены апексов стеблей женских растений; 3 — антисыворотка к белкам апексов стеблей женских растений. Стрелкой показан специфический блок женских растений; *в:* в центральной лунке узкоспецифическая сыворотка к белкам апексов стеблей женских растений (исхождение антигенами апексов стеблей мужских растений); 1, 4 — антигены апексов стеблей женских растений; 2, 3, 5, 6 — антигены апексов стеблей мужских растений



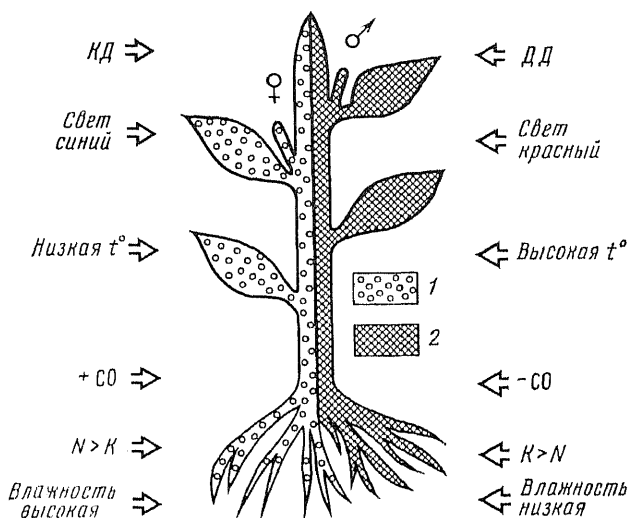


Рис. 221. Роль факторов внешней среды и фитогормонов в проявлении пола у растений

1 — цитокинины; 2 — гиббереллины

усиливают женскую сексуализацию. В сильно развитой корневой системе образуется большое количество цитокининов, которые транспортируются в стеблевые апексы и регулируют проявление женской сексуализации.

Другие факторы — длинный день, длинноволновый свет, высокое содержание калия, высокая температура и относительно низкая влажность, вызывающие усиление роста надземной части растений, в частности листьев, усиливают мужскую сексуализацию. В хорошо развитой листовой поверхности синтезируются гиббереллины, содержание их увеличивается, и, передвигаясь в стеблевые апексы, они обуславливают проявление признаков мужского пола.

Рассмотренный экспериментальный материал и схема, предложенная на его основе, дают возможность выдвинуть следующую эколого-гормонально-генетическую концепцию о регуляции проявления пола у растений: факторы внешней среды (экологические факторы) вызывают изменения в содержании тех фитогормонов в растении, которые регулируют проявление пола, а фитогормоны действуют на геном. Таким образом, влияние экологических факторов реализуется через воздействие на эндогенную гормональную систему, которая, в свою очередь, взаимодействует с генетическим аппаратом и обуславливает проявление пола у растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные в настоящей работе экспериментальные данные и выводы, вытекающие из них, дают основание сделать общее заключение о том, что определение пола обусловливается генетическим аппаратом, тогда как его проявление в широких пределах зависит от гормонального баланса, возникающего в растениях как в природной, так и в экспериментальной обстановках.

В природной обстановке и в отсутствие экстремальных условий активность отдельных компонентов гормональной системы, в частности гиббереллинов и цитокининов, уравновешена, вследствие чего и у двудомных растений соотношение мужских и женских особей оказывается равным. Условия, способствующие увеличению синтеза гиббереллинов в листьях, приводят к увеличению числа мужских особей. Факторы же, вызывающие повышенное образование цитокининов в корнях, стимулируют образование женских растений.

В свете предложенной эколого-гормонально-генетической концепции последовательность событий при проявлении пола в онтогенезе растений протекает в два этапа: сначала воздействие экологических факторов на гормональную систему через рецепторные органы растений, а затем влияние эндогенных гормональных факторов на генетический аппарат.

В настоящее время закономерности этих взаимодействий раскрыты лишь в общих чертах, и перед исследователями открываются широкие перспективы к дальнейшему изучению механизмов определения и проявления пола, а также к разработке принципов и методов управления полом и повышения продуктивности растений.

Можно думать, что закономерности проявления пола, установленные для двудомных растений и однодомных с раздельнополыми цветками, найдут свое приложение и для однодомных с обоеполыми цветками, в которых пути дифференциации мужского и женского пола слиты в единое целое. Тем более что среди многих проблем современной биологии выяснение механизма взаимодействия между гормональной системой и генетическим аппаратом в процессах проявления пола — одна из самых увлекательных областей в познании жизни растений.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ И РОСТА РАСТЕНИЙ

Проблема изучения физиологии наследственности была в четкой и ясной форме поставлена К. А. Тимирязевым еще в 1922 г. как одна из наиболее важных в физиологии растений. За прошедшее время наука о наследственности и физиологии растений претерпела бурное развитие, и исследователи получили значительно большие возможности в подходах к соединению этих проблем. Во-первых, это открытие структурных основ наследственности и сравнительно недавние исследования биохимического, физико-химического и структурного механизмов генетического аппарата. Во-вторых, это открытие термо- и фотопериодизма, возрастных циклов, учения о фитогормонах и гормональной регуляции процессов роста и развития.

Несмотря на эти капитальные сдвиги, взаимодействие генетической и гормональной регуляции процессов роста и развития как наиболее интегральных процессов жизнедеятельности растений изучалось мало. В настоящей главе рассматривается взаимодействие генетической и гормональной регуляции процессов цветения и роста.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЦЕССОВ ЦВЕТЕНИЯ

После открытия термопериодизма и фотопериодизма изучение физиологической природы цветения растений шло в тесной связи с этими явлениями, особенно с фотопериодизмом. Интересно отметить, что первая работа по генетике этих кардинальных процессов онтогенеза в нашей стране была выполнена Н. И. Вавиловым, который в совместной статье с Е. С. Кузнецовой «О генетической природе озимых и яровых растений» [1921] опубликовал результаты своих исследований по изменчивости и гибридизации озимых, полуозимых и яровых форм растений.

Обращаясь к фотопериодизму, мы встречаемся с таким удивительным фактом, что изучение генетики гигантских мутантов табака, к числу которых относится и Мерилендский Мамонт, было проведено раньше и явилось исходным для открытия самого явления фотопериодизма. Обнаруженные на островах Суматра

и Ява гигантские мутанты табака высотой до 5 м привлекли внимание многих исследователей, в том числе Гарнера и Алларда [Garner, Allard, 1920], которые показали, что потребность этих гигантов для цветения в коротком дне при скрещивании с обычными сортами табака наследуется в гибридном потомстве. И потом в совместных работах Гарнер и Аллард [Garner, Allard, 1920, 1923] опубликовали первые сообщения об открытом ими явлении фотопериодизма растений.

В последующие годы многочисленными исследователями было показано, что в пределах большинства семейств и родов имеются виды, относящиеся к различным фотопериодическим группам, а поведение гибридов растений, обладающих различными и противоположными фотопериодическими реакциями, подчиняется тем же законам наследования, что и другие признаки и свойства растений. При скрещиваниях между короткодневными и нейтральными типами установлено доминирование признака нейтральности у гибридов табака Мерилендский Мамонт [Lang, 1947, 1948] и у гибридов хлопчатника [Lewis, Richmond, 1957].

В других скрещиваниях между короткодневными и нейтральными формами признак короткодневности доминировал у гибридов хлопчатника (*G. barbadense*) [Lewis, Richmond, 1957, 1960], риса [Chandraratna, 1953, 1955] и сорго [Quinbi, Karper, 1947]. При скрещиваниях длиннодневных биотипов растений с нейтральными у гороха доминировал признак длиннодневности [Murfet, 1977; Barber, 1959]; при скрещиваниях длиннодневных форм с короткодневными также доминировал признак длиннодневности — у гибридов душистого горошка [Little, Kantor, 1941] и подсолнечника [Списская, 1964].

Различия в характере фотопериодической реакции могут определяться одним геном, как, например, у Мерилендского Мамонта, у которого короткодневность определяется одним рецессивным геном [Lang, 1947, 1948]. Результаты скрещивания нечувствительных и высокочувствительных к фотопериодическому воздействию сортов риса также показали моногенные различия между ними [Chandraratna, 1953]. Одной парой генов с доминированием короткодневности отличались короткодневный и нейтральный биотипы хлопчатника [Lewis, Richmond, 1960].

Однако у риса при гибридизации разных сортов обнаружилось как моногенное, так и дигенное наследование короткодневности [Ramiah, 1933; Sampath, Seshu, 1961]. По-видимому, эти различия являются отражением сложности генетического контроля цветения.

Подробные сведения о генетике фотопериодической реакции цветения различных растительных видов приведены в сводке В. В. Скрипчинского [Скрипчинский, 1971, 1975]. Анализируя большой материал по генетике фотопериодизма, он приходит к выводу, что изменчивость фотопериодических биотипов подчиняется закону гомологических рядов, как это было установлено Н. И. Вавиловым в 1935 г. для озимых, полужимых и яровых форм.

Все это свидетельствует о том, что наследование признаков нейтральности, короткодневности и длиннопдневности находится под генетическим контролем, и факторы среды или внешние воздействия, влияющие на изменение этих признаков в онтогенезе растений, действуют в первую очередь на регуляторную деятельность генетического аппарата.

Вместе с тем имеющийся в сводке обширный материал показывает, что наблюдается значительное разнообразие в закономерностях наследования фотопериодической реакции цветения у отдельных видов и сортов растений. Это разнообразие проявляется в различии характера доминирования фотопериодической чувствительности, или же нейтральности, в числе аллелей, определяющих фотопериодические реакции цветения, а также во влиянии полиплоидизации [Константинов, Жебрак, 1963] на количественную выраженность чувствительности растений к длине дня.

Генетические исследования чрезвычайно важны для физиологии растений. Большим удобством генетических моделей является то, что даже при полигенном контроле приспособительных реакций, в частности фотопериодической реакции и яровизации, можно выделить отдельные линии и сорта, отличающиеся на один ген. Такие моногенные различия могут иметь существенное значение в выяснении отдельных физиологических и биохимических звеньев в цепи процессов, приводящих к цветению, и их изучению уделяется в настоящее время все большее внимание.

В последнее десятилетие проведен ряд интересных исследований по генетическому контролю возрастной, температурной и фотопериодической регуляции цветения с использованием изогенных линий. В этих исследованиях используют растения, принадлежащие к одному виду и имеющие один и тот же состав генов, кроме генов, которые связаны с особенностями регуляции цветения — различной длительностью ювенильной фазы, потребностью в яровизации или в фотопериоде определенной длительности. Такой подход дает возможность детального исследования генных компонентов, участвующих в процессе цветения.

Так, генетический анализ возрастного контроля цветения проведен Марфетом [Murfet, 1979] на примере изогенных линий гороха, обладающих различной скороспелостью и, как следствие, отличающихся по высоте узла, на котором закладывается первый цветок. Было выделено 4 гена — *Sn*, *Hr*, *Lf*, *E*, связанных с особенностями развития горохов, и проанализированы генотипы с различными комбинациями этих генов. С помощью гибридологического анализа, с одной стороны, и, используя взаимные прививки ранних и поздних горохов — с другой, Марфет выявил ген *Sn*, ответственный за продуцирование ингибитора цветения. Этот ген обуславливает позднеспелость растений. В то же время экспрессия гена *Sn* находится под фотопериодическим контролем и снижается в условиях длинного дня. Поэтому у гороха поздне-

спелость всегда сочетается с длиннодневной фотопериодической реакцией.

Экспрессия гена *Sn* снижается с возрастом. Другой ген *Hr* задерживает снижение с возрастом активности гена *Sn*. Предполагается, что этот ген определяет усиление степени выраженности фотопериодической реакции и она приближается к качественно длиннодневной.

Постулируется также серия аллельных генов *Lf*, *lf*, *lfa*, ответственных за чувствительность апекса к ингибитору цветения. Марфетом и его сотрудниками получены чистые линии гороха, где эти гены находятся в доминантной или рецессивной форме.

Генотип *lf. Sn. hr. e* дает скороспелый фенотип, нейтральный к длине дня. Генотипы *lf. Sn. hr. e* и *Lf. Sn. hr. e* дают количественно длиннодневный позднеспелый фенотип, а *lf. Sn. hr. e* — позднеспелый фенотип с сильно выраженной длиннодневностью почти качественного типа [Reid, Murfet, 1977; Murfet, 1979].

Однако линии Марфета получены с использованием разных сортов гороха и различаются не только по генам, определяющим характер развития растений, но и по многим другим. Так, среди этих растений есть линии, сильно различающиеся по росту. Большой интерес для исследования физиологических и биохимических механизмов регуляции развития представляют растения, полученные в результате мутации по одному гену у одного сорта.

Такая модельная система на базе позднеспелого гороха Торсдаг получена в Институте цитологии и генетики СО АН СССР. Мутация по 1 гену привела к появлению ранней формы. Одновременно растения из количественно длиннодневных стали нейтральными. Эти результаты позволили предположить, что мутировал ген *Sn*, ответственный за продуцирование ингибитора цветения. Достоинством этой модели является то, что растения не отличаются по динамике роста. Это позволяет предположить, что ингибитор цветения у гороха не является веществом, влияющим на ростовые процессы [Подольный и др., 1981].

Имеется большое число работ, посвященных генетическому анализу озимости у растений. Среди них можно назвать опыты Напп-Цинна [Napp-Zinn, 1979] по выявлению генов озимости у экотипов растения *Arabidopsis thaliana*, в которых была показана важная роль двух генов — *Fri* и *Kry*, определяющих потребность в холоде у этого растения. Всего же у *A. thaliana* обнаружено до 20 генов, связанных с яровизацией.

Другим примером генетического изучения процесса яровизации является исследование [Law et al., 1976], проведенное на гексаплоидном растении озимой пшеницы. Было показано наличие по крайней мере 5 генов, оказывающих влияние на потребность в пониженных температурах. Для 4 из них найдена точная локализация в составе хромосом. Они могут быть в разных аллельных состояниях [Berry et al., 1980; Flood, Halloran, 1984]. Сравнивая число дней до цветения и исследуя ряд сортов, различающихся по набору генов, ответственных за яровизацию, авто-

ры обнаружили 2 типа действия генов при экспрессии реакции яровизации — пороговую реакцию, в которой участвуют *vrn3* и (или) *vrn4*, кумулятивную реакцию с участием *vrn1*. Действие гена *vrn2*, по-видимому, интенсифицирует обе эти реакции. Выявлен также ряд генных локусов в разных хромосомах, которые определяют у пшеницы потребность развития в длине дня и другие особенности фотопериодической реакции цветения [Law, 1979].

Как уже отмечено выше, генетическая зависимость фотопериодической реакции цветения широко изучалась на примере разных видов и сортов длиннодневных, короткодневных и нейтральных растений [Скрипчинский, 1975]. В последнее время она подробно изучена у 2 чистых линий короткодневного африканского злака *Pennisetum thyphoideum* [Belliard, Pernes, 1979]. Авторы считают, что у этого растения чувствительность развития к длине дня в значительной степени зависит от функционирования аллелей *I* и *i*.

Примером исследования участия генетических систем на более поздних этапах репродуктивного развития, а именно на этапе морфогенеза генеративных органов, является работа по экспрессии пола и формированию тычинок и пестиков у *Mercurialis annua* [Durand B., Durand R., 1979].

Все эти исследования показали, что генеративное развитие растений контролируется не каким-либо одним геном, а целой большой системой разнообразных генов. Эти и другие исследования показали также, что генетическая и гормональная регуляция являются компонентами единого, сложного регуляторного механизма, управляющего ростом и развитием растений.

Действительно, такие особенности гормонального статуса растений, как состав и соотношение фитогормонов, потенциальная интенсивность их синтеза и распада, их соотношение с ингибиторами роста, являются признаками, находящимися под генетическим контролем. Ярким примером исследования генетического контроля последовательных реакций биосинтеза гиббереллинов являются опыты Финни [Phinney, 1985]. Используя карликовые мутанты кукурузы, гороха и риса, различающиеся по локусу, ответственному за карликовость, удалось установить [Phinney, 1985] те места в биосинтезе гиббереллинов, которые заблокированы у данного мутанта, и показать, что гиббереллин A_1 является конечным и стимулирующим рост фитогормоном у всех исследованных растений. Затем Финни получил 5 карликовых мутантов кукурузы, характеризующихся 5 различными разрывами в цепи синтеза гиббереллина A_1 , ответственного за активацию роста стебля. Ему удалось выяснить, каким именно ферментам биосинтеза гиббереллина A_1 соответствует каждый из мутированных генов. Мутированные гены выделены, проклонированы и подлежат дальнейшему изучению.

В свою очередь, фитогормоны являются одним из ведущих факторов регуляции роста и развития растений. В связи с этим

выясняется, что гены, контролирующие биосинтез фитогормонов, оказывают существенное влияние также и на развитие растений. Так, у пшениц с использованием цитогенетических методов выяснена локализация нескольких генов, связанных со 2-й группой гомеологичных хромосом, обуславливающих повышенную чувствительность к длине дня. Эта группа хромосом оказывает заметное влияние и на уровень гиббереллинов, что, по-видимому, и обуславливает фотопериодическую чувствительность пшениц [Law, 1979].

Связь фотопериодической реакции с действием гиббереллинов видна и у другого длиннодневного растения *Silene armeria*. У высокорослой линии ген *S* определяет активность механизма, вызывающего удлинение стебля под влиянием длинного дня и экзогенного гиббереллина. Карликовая линия *SS* не реагирует удлинением стебля на экзогенную гибберелловую кислоту [Wellensiek, 1972].

Однако индукция цветения не только сама вызывает удлинение стебля у карликовой линии, но и значительно усиливает реакцию на гибберелловую кислоту [Wellensiek, 1976].

Связь генетической и гормональной регуляции в управлении развитием растений проявляется также и в том, что со своей стороны фитогормоны принимают участие в регуляции экспрессии генов, влияя на изменение матричной активности ДНК, на РНК-полимеразы, на посттранскрипционные изменения через регуляцию процессинга и синтеза РНК [Кулаева, 1982а, б; Vanderhoef, 1980]. Так, гиббереллин может компенсировать временное «молчание» генов и вызвать цветение длиннодневных растений в условиях короткого дня, а также вызвать цветение ювенильных растений многолетников [Pharis, Morph, 1969].

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЦЕССОВ РОСТА РАСТЕНИЙ ГОРОХА

В области роста растений наиболее значительными фактами, сразу привлечшими внимание генетиков и физиологов растений, были результаты опытов по влиянию гиббереллинов на генетические карлики гороха и кукурузы. В опытах Брайена и Хемминга [Brian, Hemming, 1955] карликовые формы гороха, обработанные гибберелловой кислотой, интенсивно росли, достигая высоты высокорослых сортов, причем реакция сортов была обратно пропорциональна нормальной скорости роста. Такая же реакция была отмечена для сортов вики и фасоли.

В опытах Финни [Phinney, 1956] испытана ростовая реакция 6 моногенных карликовых мутантов кукурузы на обработку гибберелловой кислотой, 4 из них реагировали интенсивным ростом, 5-й проявил слабую реакцию, 6-й совсем не реагировал. Поскольку у всех испытанных карликов кукурузы способность реагировать на гибберелловую кислоту находится под контролем только одного гена, автор пришел к выводу, что различие в реак-

ции сортов зависит от особенностей гена, контролирующего проявление карликовости.

Генетические карлики многих видов реагируют на добавление гиббереллинов значительно большим ростом, чем соответственные высокорослые формы.

Подобная реакция карликовых форм на действие гиббереллина позволила многим авторам предположить, что этим формам недостает собственных природных гиббереллинов. В целом ряде исследований это предположение оправдалось — большее содержание эндогенных гиббереллинов в высокорослых формах сравнительно с карликовыми и низкорослыми было найдено у кукурузы [Phinney, 1961], красных бобов [Proano, Greene, 1968; Hota, Israelstam, 1978], томатов [Lockhard et al., 1970], фасоли [Gotoh, 1970], люцерны [Waldman, 1975], картофеля [Hannepore, 1976], гороха [Kohler, 1965, 1972], а также у иномеи *Pharbitis nil* [Ogawa, 1962], причем у последней обнаружено большее содержание и связанной формы гиббереллинов [Barendse, Lang, 1972].

Вместе с тем были получены данные, что прямой связи между высотой растений и содержанием в них гиббереллинов нет [Galston, 1961; Suge, Murakami, 1968; Harada, Wada, 1968].

В исследованиях по взаимодействию генетической и гормональной регуляции роста у высокорослых и карликовых форм гороха, предпринятых в нашей лаборатории роста и развития, в отличие от предшествующих работ изучалась роль не только фитогормонов, но и ингибиторов роста, т. е. гормонально-ингибиторный баланс растений.

Изучение содержания фитогормонов и природных ингибиторов роста проводилось у растений гороха исходного высокорослого сорта Торсдаг и карликовых мутантных форм гороха, различающихся по высоте стеблей: К-3 (компактный мутант), К-10 (ветвящийся карлик), К-202 (карлик с сильно укороченными междоузлиями). Семена всех этих форм были получены из Института цитологии и генетики СО АН СССР, где проводилось изучение генетической природы индуцированных мутантов гороха [Сидорова, 1968].

Определения показали, что все мутантные формы гороха содержат меньше гиббереллинов и ауксинов, чем исходный сорт Торсдаг. Однако прямой связи между высотой стебля и содержанием фитогормонов не было. Вместе с тем была обнаружена четкая корреляция между высотой стеблей растений и содержанием природного ингибитора — кверцетингликозид кумарата (КГК), количество которого в начале вегетации в листьях карликовых форм было больше, чем в исходном сорте Торсдаг. При этом чем ниже была мутантная форма гороха, тем больше было количество ингибитора [Кефели и др., 1973].

КГК представляет собой связанную форму природного ингибитора роста — паракумаровой кислоты. Появление его в большом количестве в карликовых формах гороха могло быть связано с

повышением содержания паракумаровой кислоты в свободной форме. Она могла накапливаться из-за задержки ее использования на процессы лигнификации растягивающихся клеток стебля. Избыток паракумаровой кислоты мог явиться фактором, тормозящим рост стебля, и мог быть результатом генетически регулируемого «перепроизводства» паракумаровой кислоты, которая обнаруживалась в форме КГК.

Оказалось (табл. 20), что в фазу 6 листьев в стеблях карликов содержалось тем меньше КГК, чем меньше была длина стебля, однако в период цветения картина менялась на противоположную. В листьях КГК всегда было больше, чем в стеблях, причем в фазу 6 листьев их было тем больше, чем ниже было растение. В период цветения наблюдалась обратная картина. Складывалось впечатление, что КГК листьев играет роль начального тормоза, проявляющегося на более ранних этапах онтогенеза, а КГК стеблей включается в торможение роста на более позднем этапе.

Проведенные эксперименты с определением природных регуляторов роста в мутантных формах гороха, различающихся по высоте стебля, позволили заключить, что рост этих растений коррелятивно не связан непосредственно ни с активностью ауксинов, ни с активностью свободных форм гиббереллинов, а связан с содержанием природного ингибитора роста КГК. Однако, по-видимому, было бы неправильно приписывать все различия в активности роста стебля только действию природных ингибиторов. Можно предположить, что рост мутантов в начальный период вегетации тормозится потому, что в это время общий уровень фитогормонов низок и достаточно высок уровень ингибиторов.

В дальнейших опытах проводились анализы не только эндогенных, свободных, но и связанных гиббереллинов на растениях трех форм гороха — высокорослого сорта Торсдаг, ветвящегося карлика К-29 и карлика К-202 [Протасова и др., 1980].

Проведенные определения также не выявили четкой корреляции между активностью свободных гиббереллинов и высотой стебля высокорослого и мутантных форм гороха на разных световых режимах. Вместе с тем содержание связанных форм гиббереллинов оказалось в прямой связи с интенсивностью роста стебля — наибольшее содержание этих веществ было у исходного высокорослого гороха Торсдаг, меньшее у полукарлика К-29 и, наконец, совсем незначительное у карлика К-202 (табл. 21). Эта закономерность сохранялась во всех вариантах интенсивности освещения. Содержание КГК, как и в предыдущем опыте, было наименьшим у высокорослого гороха Торсдаг, карликовые мутанты содержали тем большее количество этого соединения, чем короче был их стебель. Подобная закономерность наблюдалась на всех вариантах освещения (табл. 22).

Таким образом, выяснилось, что у высокорослой и карликовых форм гороха, выращенных при разных интенсивностях освещения, четко проявляется генетический контроль активности свя-

Таблица 20

Содержание КГК в растениях гороха (в мг/г сухого вещества)

Растение	Конечная высота растений, см	Фаза развития			
		Стебель		Лист	
		6 пар листьев	Цветение	6 пар листьев	Цветение
Торсдаг	104	5,42	0,32	8,0	7,51
Компактный мутант К-3	75	2,44	1,50	22,0	5,91
Ветвящийся карлик К-10	45	1,25	1,60	24,0	3,14

Таблица 21

Активность связанных форм гиббереллинов у растений гороха, выращенных на свету разной интенсивности

Растение	Биотест — горох Пионер, длина проростков, % к контролю			Биотест — салат берлинский, прирост гипокотилей, % к контролю		
	Интенсивность света, Вт/м²					
	50	200	400	50	200	400
Торсдаг	268	304	215	543	616	375
Мутант К-29	241	291	140	480	500	295
Мутант К-202	— *	119	107	— *	145	121

* Пробы не анализировали.

Таблица 22

Содержание КГК у растений гороха, выращенных на свету разной интенсивности (в мг/г сухого вещества)

Растение	Интенсивность света, Вт/м ²		
	50	200	400
Торсдаг	11,03	14,2	21,25
Мутант К-29	— *	17,0	— *
Мутант К-202	18,4	26,1	27,6

* Пробы не анализировали.

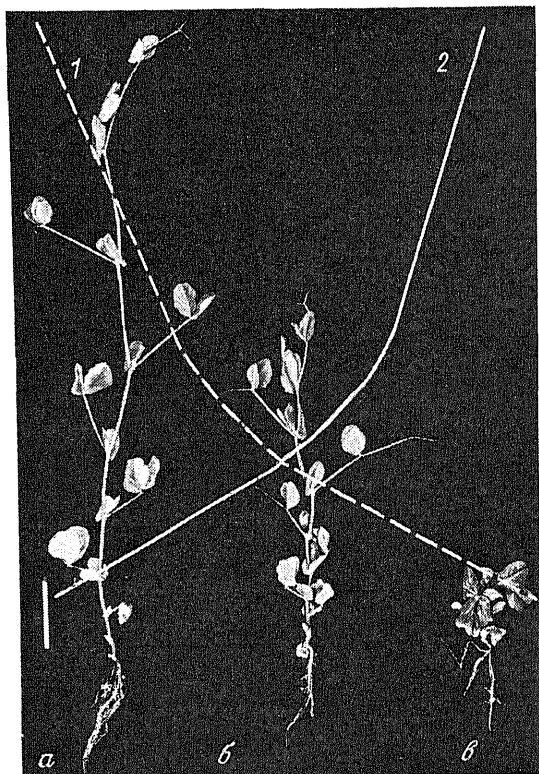


Рис. 222. Содержание гиббереллинов в связанной форме (1) и кверцетин - гликозил - кумарата (2) у высокорослого сорта Торсдаг (а) и полукарликовой (б) и карликовой (в) форм мутантов гороха

занных форм гиббереллинов: высокая у Торсдага и закономерно снижающаяся у полукарликового мутанта К-29 и карликового мутанта К-202; и контроль содержания (КГК): низкое у Торсдага и повышающееся у полукарликового и карликового мутантов. Общая картина связи между ростом растений и содержанием этих веществ при интенсивности света в 200 Вт/м^2 представлена на рис. 222.

Можно предполагать, что под действием мутагена в ядре происходят изменения (моно- и дигенные мутации), вызывающие карликовость, что связано с нарушением синтеза гормонов типа связанных гиббереллинов и активированием образования связанных форм ингибиторов типа КГК.

Таким образом, можно считать, что один из путей гормональной регуляции роста у высокорослых форм и карликовых мутантов гороха лежит через гормонально-ингибиторный баланс, в котором существенную роль играют связанные формы гиббереллинов и ингибиторы роста.

РЕАКЦИЯ ВЫСОКОРОСЛЫХ И КАРЛИКОВЫХ ФОРМ ГОРОХА НА ДЕЙСТВИЕ ЭКЗОГЕННОГО ГИББЕРЕЛЛИНА И ПРИРОДНЫХ ИНГИБИТОРОВ

В дальнейшем было проведено широкое сравнительное исследование влияния гибберелловой кислоты и ингибиторов роста терпеноидной и фенольной природы на высокорослую форму и ин-

Таблица 23

Влияние гибберелловой кислоты на рост семян исходного высокорослого сорта и карликовых мутантов гороха (в % к контролю)

Концентра- ция ГК	Исходный сорт Торсдаг	Моногенный мутант		Дигенный мутант	
		К-29	К-511	К-10	К-202
0	100% (62)	100% (45)	100% (30)	100% (44)	100% (13)
0,005	110	100	107	137	100
0,5	117	137	159	155	351
5	138	160	190	192	—
50	143	175	230	192	369

Примечание. В скобках указана высота растений до обработки (в см).

Таблица 24

Влияние АБК на рост семян исходного высокорослого и карликовых мутантов гороха (в см)

Срок обработки	Исходный сорт Торсдаг		Моногенные мутанты			
			К-29		К-511	
	—АБК	+АБК	—АБК	+АБК	—АБК	+АБК

Через 5 дней	23(100)	13(57)	17(100)	12(70)	12(100)	9(75)
Через 30 дней	57(100)	29(51)	46(100)	30(65)	22(100)	19(86)

Срок обработки	Дигенный мутант			
	К-10		К-202	
	—АБК	+АБК	—АБК	+АБК

Через 5 дней	19(100)	14(75)	5(100)	4(80)
Через 30 дней	49(100)	30(61)	10(100)	7(70)

Примечание. В скобках указан процент к контролю.



Рис. 223. Реакция сеянцев высокорослой исходной и карликовых дигенных мутантных форм гороха на обработку раствором гибберелловой кислоты

а, г — высокорослый сорт Торсдаг; *б, д* — полукарлик К-10; *в, е* — карлик К-202; *а-в* — контроль, *г-е* — обработанные гибберелловой кислотой, 50 мг/л

дущированные моногенные и дигенные карликовые мутанты [Чайлахян и др., 1977]. В качестве опытных объектов были взяты исходный сорт гороха Торсдаг и два типа индуцированных мутантов, моногенные с монофакториальным типом наследования, К-29 (полукарлик) и К-511 (карлик); дигенные К-10 (ветвящийся карлик) и К-202 (карлик с сильно укороченными междоузлиями).

Опыты по влиянию гиббереллина A_3 на рост сеянцев гороха показали, что эффект ГК повышается вместе с увеличением концентрации и при всех концентрациях оказывается тем сильнее, чем короче до обработки был стебель взятой формы гороха (табл. 23, рис. 223).



Рис. 224. Реакция семян высокорослой исходной и карликовых дигенных мутантных форм гороха на обработку раствором абсцизовой кислоты

а, г — высокорослый сорт Торсдаг; *б, д* — полукарлик К-10; *в, е* — карлик К-202; *а-в* — контроль, *г-е* — обработанные абсцизовой кислотой

Хотя после обработки ГК карликовые мутанты не достигали высоты растений исходного сорта Торсдаг, но эффект обработки ГК был разительным, особенно у карликовых мутантов К-511 и К-202. Это дает возможность сделать определенный вывод: ГК снимает генетическую карликовость у гороха и тем активнее, чем ярче она была выражена. На сроки цветения растений различных вариантов ГК влияния не оказала.

В опытах по влиянию АБК на рост семянцы всех сортов гороха в 15-дневном возрасте были разделены на 2 группы. Растения одной группы опрыскивали 0,005%-ным раствором АБК, а другой группы в эти же сроки обрабатывали водой (контроль).

Из данных табл. 24 и рис. 224 видно, что наибольшая задержка роста при обработке раствором АБК, если судить по высоте растений по отношению к контролю, была у исходного сорта Торсдаг, меньшая — у полукарликовых форм, а у карликовых мутантов задержка была слабая.

Представленные данные показывают, что АБК как эндогенный ингибитор в большей мере задерживает рост растений высокорослого сорта Торсдаг, доводя их до уровня высоты полукарликовых форм, и в меньшей мере влияет на задержку роста карликовых мутантов. На сроки цветения всех этих форм АБК существенно не влияла.

ВЛИЯНИЕ СВЕТА И РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА АКТИВНОСТЬ ГИББЕРЕЛЛИНОВ И СОДЕРЖАНИЕ АБК У ВЫСОКОРОСЛЫХ И КАРЛИКОВЫХ ФОРМ ГОРОХА

Некоторыми исследователями было показано, что гиббереллинов содержится больше у высокорослых растений по сравнению с карликами, а обработка растений ингибитором АБК сильно угнетала рост и снижала содержание эндогенных гиббереллинов [Waldman et al., 1975].

В связи с этим представлялось интересным проследить за изменением активности эндогенных гиббереллинов у высокорослой и карликовой форм гороха, рост которых регулировался наличием гена карликовости, влиянием света и действием АБК. С этой

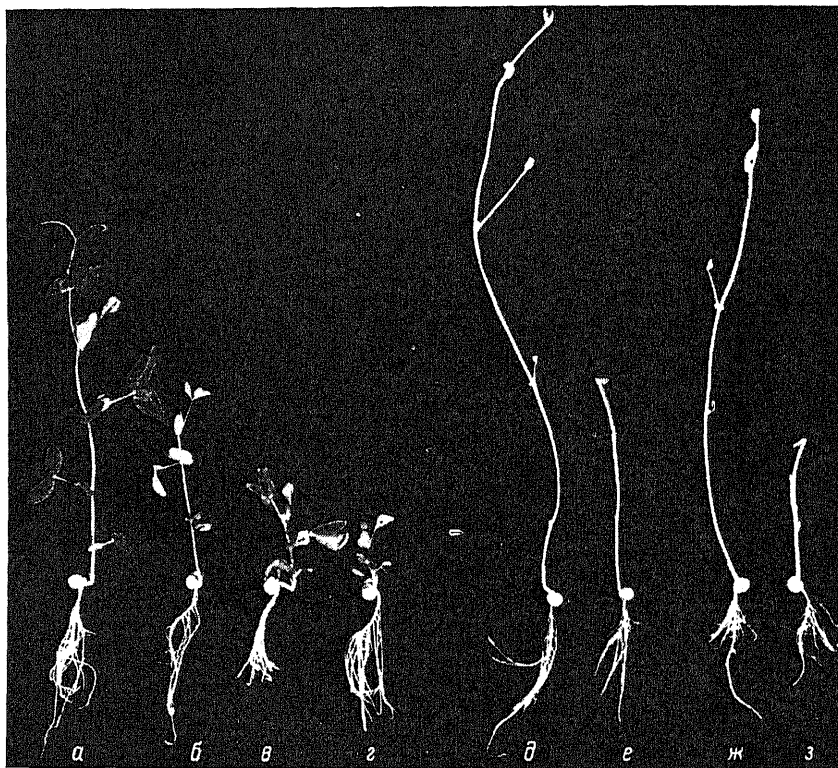


Рис. 225. Рост растений гороха высокорослого сорта Торсдаг (а, б, д, е) и карликового мутанта К-511 (в, г, ж, з)

Растения на свету (а—г) и в темноте (д—з), на свету с обработкой АБК (б, г), в темноте с обработкой АБК (г, з)

целью проводили опыты с растениями гороха высокорослого сорта Торсдаг и мутантного карлика К-511, возникшего в результате рецессивной, моногенной мутации. Растения выращивали на растворе Хогланда, при температуре 20°, на непрерывном свете люминесцентных ламп (5000 лк) и в непрерывной темноте.

В возрасте 12 дней, когда растения имели 4 листа (рис. 225), проводили учет высоты стебля и определяли активность свободных и связанных форм гиббереллинов в надземных частях методом биотестов на проростках карликового гороха сорта Пионер и гипокотилих салата Берлинский.

Результаты опытов показали, что самым высоким ростом обладали растения гороха Торсдаг, выращенные в темноте, на растворе без АБК, т. е. те растения, которые не имели гена карликовости и не испытывали тормозящего влияния света и действия ингибитора. Самыми низкими по росту были растения К-511, выращенные на свету и на растворе с добавлением АБК, т. е. те растения, которые испытывали действие всех 3 факторов, тормозящих рост: гена карликовости, света и ингибитора.

Полной корреляции активности свободных или легко экстрагируемых форм гиббереллинов с изменением роста не было обнаружено ни на свету, ни в темноте у обеих форм гороха. Вместе с тем активность связанных или трудно извлекаемых форм гиббереллинов оказалась в прямой связи с интенсивностью роста стеблей — наибольшее содержание этих веществ было у растений исходного высокорослого гороха, выращенного на растворе без АБК, меньшее — у растений этого же гороха, выращенного на растворе с АБК, и совсем незначительное — у растений карликового мутанта К-511.

Таким образом, полученные результаты подтверждают представление о том, что регуляция роста высокорослых и карликовых форм гороха находится в тесной связи с активностью гормональных веществ и с функциями генетического аппарата клетки.

Наибольший рост и наибольшая активность гиббереллинов обнаружены у растений высокорослого сорта Торсдаг, не испытывающего действия 3 факторов: гена карликовости, света и ингибитора, наименьший рост и наименьшая активность гиббереллинов наблюдается у растений карлика К-511, испытывающего действие этих 3 факторов: гена карликовости, света, ингибитора [Ложникова и др., 1981].

Кроме того, представлялось интересным провести обратный эксперимент — проследить за изменением содержания эндогенной АБК у высокорослого и карликового гороха, рост которых регулируется наличием или отсутствием гена карликовости, влиянием темноты и действием экзогенной гибберелловой кислоты.

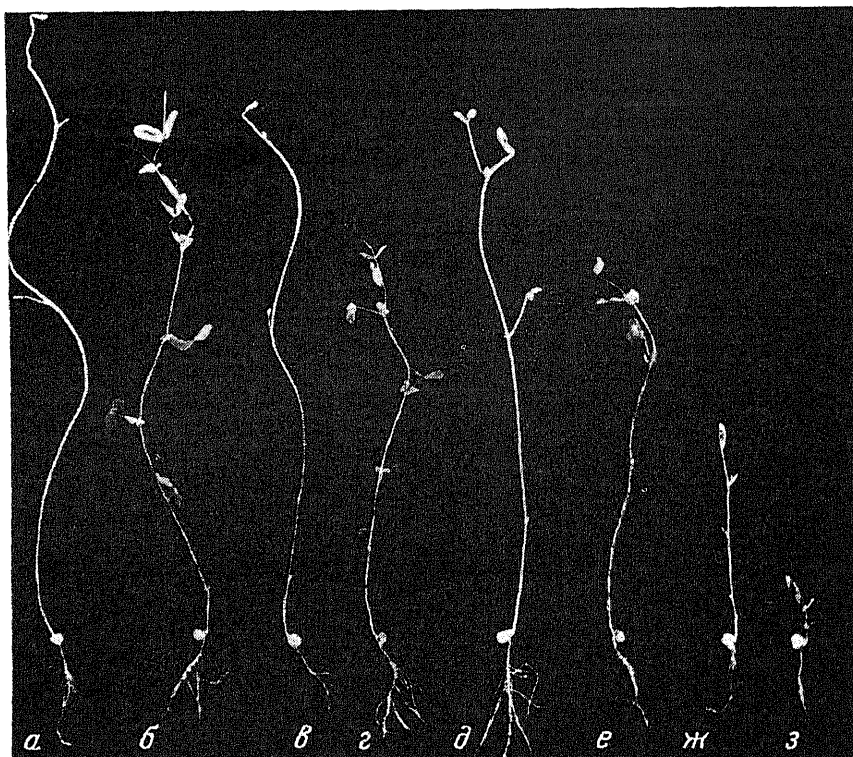


Рис. 226. Рост растений гороха высокорослого сорта Торсдаг (а-г) и карликового мутанта К-202 (д-з)

Растения в темноте (а, в, д, ж) и на свету (б, г, е, з) в темноте с обработкой ГК (а, д) и на свету с обработкой ГК (б, е)

Растения высокорослого гороха Торсдаг и мутантного карлика К-202 выращивали на растворе Хоглэнда при температуре 20°, на непрерывном свету люминесцентных ламп (5000 лк) и в непрерывной темноте (рис. 226).

В возрасте 12 дней (см. рис. 226) был проведен учет высоты стебля и определено содержание эндогенной АБК.

Содержание АБК определяли методом газожидкостной хроматографии [Кефели, Кислин, 1982; Негрецкий и др., 1985].

Из полученных результатов видно, что самым низким ростом обладали растения гороха карлика К-202, выращенные на свету, на питательном растворе без ГК, т. е. те растения, которые испытывали действие гена карликовости, тормозящее рост влияние света и не испытывали действие ГК.

Самыми высокими по росту были растения гороха высокорослого сорта Торсдаг, выращенные в темноте, на растворе с ГК, т. е. те растения, которые не подвергались действию факторов

торможения роста: гена карликовости, света и отсутствия стимулятора.

Содержание АБК было значительно выше у карлика К-202 по сравнению с высокорослым исходным сортом Торсдаг и оказалось в обратной зависимости от интенсивности роста стеблей и на свету, и в темноте у обеих форм гороха.

Полученные результаты еще раз подтвердили представление о том, что регуляция роста высокорослых и карликовых форм гороха находится в тесной связи с активностью фитогормонов и с функциями генома клетки. Наибольший рост у высокорослого сорта Торсдаг, не испытывающего действие гена карликовости, света и испытывающего действие стимулятора, сопровождается самым низким содержанием АБК.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЦЕССОВ РОСТА У ЗЛАКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Большое значение в понимании взаимодействия генетической и гормональной регуляции процессов роста у злаковых растений имело создание серии карликовых сортов пшениц в Мексике в Международном центре содействия увеличению производства кукурузы и пшеницы, где программой селекции пшеницы руководил Норман Борлауг. Скрещивания и отбор на карликовость были начаты в этом центре в 1954 г., в качестве исходных форм был взят японский сорт Норин-10, обладающий тремя рецессивными генами карликовости, итальянский сорт Ментана и местные сорта. В результате получены широко известные сорта карликовых яровых мексиканских пшениц: Питик 62 и Пайамо 62 с одним геном карликовости, Сонора 63 и Сонора 64 с двумя генами карликовости и др. Интродукция и дальнейшая селекционная работа по улучшению этих пшениц в Индии, Пакистане и других странах начиная с 1963 г. позволили создать индийские и пакистанские пшеницы. Мексиканские, индийские и пакистанские карликовые пшеницы обладают высокой урожайностью, большой устойчивостью к полеганию и заболеваниям. Они явились основой того процесса, который в сельском хозяйстве называют «зеленой революцией».

В настоящее время в Мексике и в других странах ведется работа по получению еще более низкорослых сортов — карликов с тремя генами карликовости, для чего в качестве исходных форм берутся очень низкорослые пшеницы: озимая мягкая пшеница Том-Самб („Мальчик с пальчик“), вывезенная из Тибета французской экспедицией в 1930 г. как курьез, и яровая мягкая пшеница Олсен Дворф из Африки, полученная от скрещиваний мексиканской пшеницы Питик 62 с итальянской пшеницей Мара и местной африканской пшеницей (см.: [Гужов, 1973; Руденко, Удачин, 1964]).

Огромный размах работы по селекции карликовых пшениц способствовал развитию исследований по генетике короткостебельности и гибридной карликовости, а также по локализации генов короткостебельности [Прилюк, 1975]. Херсмен (Hermesen, 1967] высказал гипотезу о том, что карликовость пшениц зависит от действия 3 комплементарных генов, действие которых заключается в выработке гипотетического «вещества карликовости». Вместе с тем общий вывод исследователей таков, что признак короткостебельности генетически является довольно сложным ввиду наличия различных типов доминантности, рецессивности и сложного трансгрессивного расщепления.

ФИТОГОРМОНЫ И КАРЛИКОВСТЬ У ПШЕНИЦЫ

В изучении процессов роста стеблей пшениц генетика и селекция значительно опередили физиологию и биохимию. Однако еще до того как появились карликовые сорта, в опытах с исходным японским сортом Норин-10 было установлено, что он не реагирует на обработку раствором ГК [Gale, 1974]. В опытах Рэдли [Radley, 1970] было показано, что под влиянием ГК стимулировался рост растений высокорослых форм, но рост карликовых пшениц типа Норин-10 и мексиканского сорта Питик 62 не изменялся. Вместе с тем, как показали аналитические определения, в сеянцах и стеблях развивающихся растений карликовых пшениц активность гиббереллиноподобных веществ была больше, чем у высокорослых сортов. В связи с этим автором было сделано предположение, что у карликовых сортов пшеницы имеется какой-то блок, задерживающий использование гиббереллинов в побегах.

В некоторых работах [Романова, Прилюк, 1975] также выяснилось, что у высокорослого сорта Диамант была значительная ростовая реакция на обработку гибберелловой кислотой, тогда как родезийские карликовые пшеницы Дворф и Олсен Дворф оказались нечувствительными, а мексиканский сорт Сонора 64 реагировал лишь после повторной обработки. При этом содержание гиббереллинов у всех короткостебельных форм в фазе проростков было повышенным, но с возрастом оно снижалось, а в период растяжения стеблей повышалось содержание ингибиторов с антигиббереллиновым действием.

Таким образом, у пшеницы прямой зависимости между содержанием эндогенных гиббереллинов и ростовой реакцией сортов на обработку гиббереллином установлено не было; ограничение же роста в период растяжения стеблей совпадало с увеличением содержания ингибиторов роста.

Можно было предполагать, что карликовость связана с действием веществ, ингибирующих рост. Поэтому в нашей лаборатории [Случевская, Чайлахян, 1978] были проведены исследования, в которых изучали связь роста различных карликовых сортов пшеницы с действием фитогормонов и ингибиторов.

Целью работы было изучение реакций на фитогормоны терпеноидной природы — ГК и АБК сортов яровой пшеницы, не имеющих генов карликовости, и сортов, имеющих различное число генов карликовости (табл. 25).

Некоторые из этих сортов достаточно широко известны в нашей стране. Сорта Саратовская-29 и Новосибирская 67 — одни из самых распространенных у нас сортов яровой пшеницы. Все

Таблица 25

Зависимость роста сортов яровой пшеницы, отличающихся по числу генов карликовости

Сорт	Происхождение сорта	Число генов карликовости	Длина стебля, см (в условиях вегетационного опыта)
Саратовская-29	СССР	—	90—95
Новосибирская 67	»	—	85—92
Лерма Рохо 64	Мексика	1	70—75
Сонора 64	»	2	48—55
Шербати Сонора	Индия	2	46—52
Ред Ривер 68	США	2	56—60
Питик 62	Мексика	2	58—63
Мексика 50	»	3	36—40
Олсон Дворф	Африка	3	28—32
К-45411	Канада	3	30—35

включенные в опыт сорта с двумя генами карликовости обладают комплексом ценных признаков и в настоящее время используются при проведении селекционной работы в нашей стране. Данные табл. 25 указывают на весьма ярко выраженную зависимость высоты растений от числа генов карликовости (рис. 227).

Опыты проводили с 3-дневными проростками, которые выдерживали на растворах фитогормонов в течение 9 дней, а затем высаживали в почву. Изучали реакции на фитогормоны 3 сортов яровой пшеницы; Саратовская 29 без генов карликовости, Сонора 64 с двумя генами карликовости и Мексика 50 с тремя генами карликовости.

Роль генов карликовости в проявлении реакции сортов пшеницы на обработку ГК выявилась достаточно определенно. Обработка растений растворами ГК в концентрациях 50 мг/л и 100 мг/л вызвала сильное удлинение стеблей пшеницы сорта Саратовская 29, совершенно не подействовала на карликовый сорт Мексика 50 и вызвала незначительное удлинение стебля у полукарликового сорта Сонора 64. Обработка растворами ИУК в концентрациях 50 и 100 мг/л не повлияла на рост стебля ни у одного из этих сортов пшеницы.

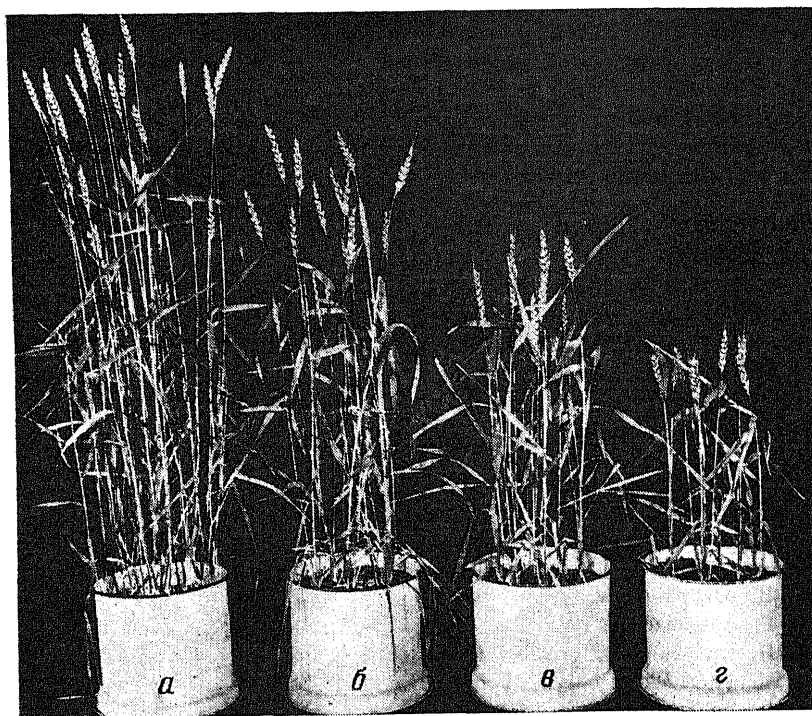


Рис. 227. Сорты яровой пшеницы с различным числом генов карликовости
 а — Саратовская 29 без генов карликовости; б — Лерма Рохо 64 с одним геном;
 в — Сонора 64 с двумя генами; г — К-45411 с тремя генами карликовости

Затем были увеличены концентрации ГК для обработки карликовых сортов: для сорта Сонора 64 — 100 мг/л и 200 мг/л, Мексика 50 — 200 мг/л и 400 мг/л при сохранении прежних концентраций для сорта Саратовская 29. Одновременно было изучено действие растворов АБК одинаковой концентрации (50 мг/л) для всех 3 сортов. Состояние проростков пшеницы в конце 9-дневного срока обработки ГК показано на рис. 228.

Высокие дозы ГК не вызвали заметного удлинения опытных растений, практически они неотличимы от контроля, в то же время у сорта Саратовская 29 сравнительно невысокая доза ГК (100 мг/л) вызвала сильное удлинение стеблей и быстрое полегание молодых растений (табл. 26). Растения пшеницы сорта Саратовская 29 через 2 нед после окончания воздействия ГК продолжали проявлять ростовую реакцию; оба сорта, имеющие гены карликовости, как и ранее, почти не реагировали на действие высоких доз ГК.

Обработка растворами АБК задержала рост всех изученных сортов пшеницы. В варианте одновременной обработки проростков двумя фитогормонами противоположного действия — ГК и

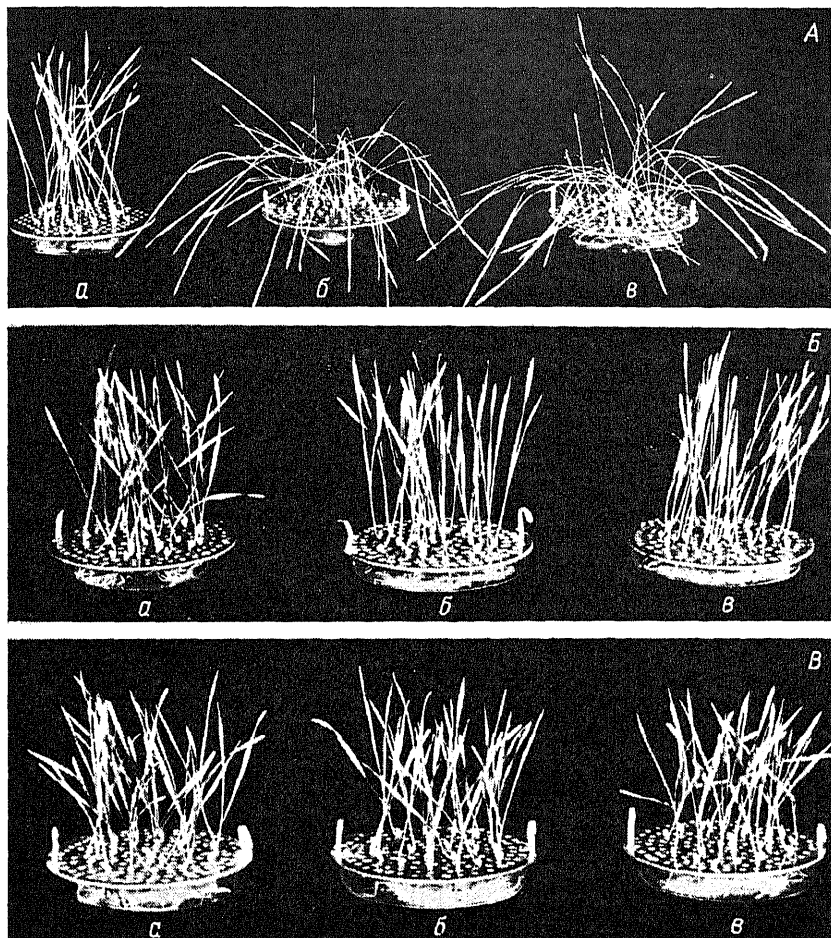


Рис. 228. Проростки трех сортов пшеницы после обработки гибберелловой кислотой

А — Саратовская 29, без генов карликовости: а — контроль, б — ГК 50 мг/л, в — ГК 100 мг/л; Б — Сонора 64, с двумя генами карликовости: а — контроль, б — ГК 100 мг/л, в — ГК 200 мг/л; В — Мексика 50, с тремя генами карликовости: а — контроль, б — ГК 200 мг/л, в — ГК 400 мг/л

АБК — подтвердилась необычайно сильная чувствительность сорта Саратовская 29 к действию ГК: при одинаковых концентрациях фитогормонов (ГК 50 мг/л и АБК 50 мг/л) АБК только незначительно задержала рост растений.

Позднее нами было исследовано действие ГК и АБК на сорта яровой пшеницы, представленных в табл. 26, кроме сорта Сонора 64. Задачей опытов было выяснение сходства и различия реакций на фитогормоны сортов с одинаковым числом генов

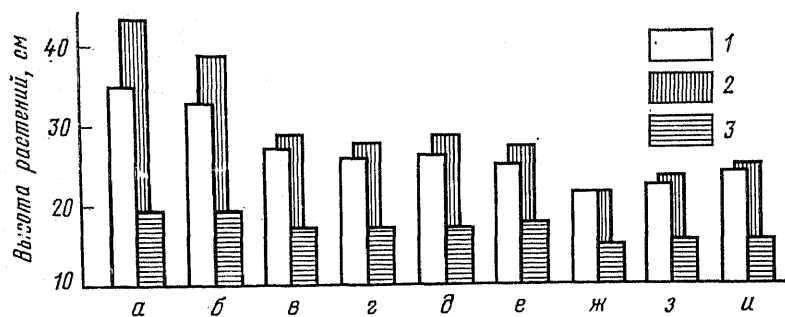


Рис. 229. Высота проростков пшеницы в возрасте 14 дней после обработки гибберелловой кислотой и абсцизовой кислотой

а — Саратовская 29, б — Новосибирская 67 — ГК 100 мг/л, АБК 100 мг/л, в — Лерма Рохо 64, г — Шарбати Сонора, д — Ред Ривер 68, е — Питик 62 — ГК 200 мг/л, АБК 100 мг/л, ж — К-45411, з — Олсон Дворф, и — Мексика 50 — ГК 400 мг/л, АБК 100 мг/л; 1 — контроль, 2 — ГК, 3 — АБК

карликовости, но различного происхождения. Методика опытов была такая же, как и в предыдущих. Для каждого сорта было взято 3 варианта: 1) контроль (вода), 2) ГК и 3) АБК. Дозы ГК различались в зависимости от числа генов карликовости: для сортов Саратовская 29 и Новосибирская 67, не содержащих гены карликовости, были использованы концентрации ГК 100 мг/л, для сорта с одним геном карликовости Лерма Рохо 64

Таблица 26

Влияние фитогормонов на рост сортов яровой пшеницы, отличающихся по числу генов карликовости (возраст 25 дней)

Сорт	Контроль Высота растений, см	ГК		
		Концентрация, мг/л	Высота растений	
			см	% от контроля
Саратовская 29	19,92	100	39,08	206,55
Сонора 64	14,09	200	15,95	106,10
Мексика 50	12,21	400	11,98	98,12

Сорт	Концентрация, мг/л	АБК		АБК+ГК		
		Высота растений		Концентрация, мг/л	Высота растений	
		см	% от контроля		см	% от контроля
Саратовская 29	50	15,95	84,30	50+50	34,97	184,83
Сонора 64	50	8,81	62,53	100+50	10,82	76,79
Мексика 50	50	8,30	67,98	200+50	10,07	82,47

и сортов с двумя генами карликовости Шарбати Сонора, Ред Ривер 68, Питик 62 — 200 мг/л; для сортов с тремя генами карликовости К-4541, Олсон Дворф, Мексика 50 — 400 мг/л. Доза АБК для всех сортов была одинаковая — 100 мг/л.

На рис. 229 показано изменение высоты молодых растений (до верхней точки листа) по окончании выращивания их на растворах фитогормонов. Наиболее сильной оказалась реакция сортов без генов карликовости, но пшеница Новосибирская 67 показала более слабую реакцию, чем Саратовская 29. В пределах группы сортов с 2 генами и группы сортов с 3 генами карликовости наблюдаются очень близкие ростовые реакции в ответ на действие ГК. Следует отметить достаточно сильное и независимое от числа генов карликовости торможение роста всех сортов в ответ на действие АБК.

Представляются интересными однотипные реакции на оба фитогормона у групп сортов с 2 и 3 генами карликовости, несмотря на различное происхождение сортов.

Проведенные опыты показывают, что в действии ГК на рост растений яровой пшеницы четко проявляется следующая закономерность: резкое усиление роста у сортов без генов карликовости, слабое усиление роста у сортов, имеющих один или два гена карликовости (полукарликовых), и полное отсутствие ростовой реакции у сортов с тремя генами карликовости (карликовых).

Действие другого фитогормона, обладающего ингибиторным действием на рост, — АБК — проявляется примерно в одинаковой мере у высокорослых, полукарликовых и карликовых пшениц [Чайлахян и др., 1981].

ФИТОГОРМОНЫ И ДИАГНОСТИКА УСТОЙЧИВОСТИ К ПОЛЕГАНИЮ У ПШЕНИЦЫ

Карликовые пшеницы отличаются необычайной устойчивостью к полеганию. Еще в 1935 г. Н. И. Вавилов [1935] отметил ценные для селекционной работы качества японских карликовых пшениц — низкорослость и скороспелость. Позднее он [1964] дал подробное описание карликовых пшениц, растущих на территории нашей планеты.

Предвидение Н. И. Вавилова оказалось справедливым — именно введение генов карликовости от японских пшениц позволило Борлаугу и другим селекционерам создать большую группу ценных сортов карликовых пшениц, обладающих высокой устойчивостью к полеганию и скороспелостью (см.: [Гужов, 1973]).

В настоящее время во многих странах мира ведется селекционная работа по выведению короткостебельных пшениц с высокой устойчивостью к полеганию и хорошей урожайностью.

Подобного рода селекционная работа проводится в Отделе отдаленной гибридизации Главного ботанического сада АН СССР с 1975 г. При этом в качестве родительских форм взяты, с одной стороны, яровые полукарликовые пшеницы Ред Ривер 68, Пи-

тик 62, Шербати Сонора, отличающиеся высокой устойчивостью к полеганию, но недостаточно урожайные в условиях средней полосы РСФСР, а с другой — отечественные яровые сорта, выведенные в Главном ботаническом саду, — Радуга, Грекум 114 (пшенично-пырейные гибриды), с высокой урожайностью, но частично полегающие при неблагоприятных погодных условиях. У полученных при этих скрещиваниях гибридов изучалась урожайность и устойчивость к полеганию в полевых условиях. При этом представлялось важным нахождение способов быстрого выделения из многих полученных гибридов именно тех, которые отличаются устойчивостью к полеганию, унаследованной от полукарликовых сортов. Отличить эти гибриды по длине стебля не удастся, так как исходные местные сорта характеризуются небольшой длиной стебля, вследствие этого гибриды с различной устойчивостью к полеганию часто имеют очень близкие морфологические показатели.

В подходах к решению этого вопроса мы испытывали реакции гибридов на действие ГК [Случевская и др., 1982]. Рядом авторов уже отмечена слабая ростовая реакция сортов карликовых и полукарликовых пшениц на действие ГК [Radly, 1970; Романова, Прилюк, 1975].

В нашей работе [Чайлахян и др., 1981] было показано, что сорта пшеницы без генов карликовости отвечают на действие ГК сильным удлинением стебля, тогда как сорта с генами карликовости проявляют своеобразную устойчивость к действию этого фитогормона. Эта устойчивость выражается в резком ослаблении ростовой реакции, эффект усиливается с увеличением числа генов карликовости.

Ростовую реакцию на ГК изучали на гибридах, полученных в результате скрещивания сорта Питик 62 с сортом Радуга, сорта Ред Ривер 68 с сортом Грекум 114 и сорта Грекум 114 с сортом Шербати Сонора. Сорта Радуга и Грекум 114 генов карликовости не имеют, сорта Питик 62, Ред Ривер 68 и Шербати Сонора имеют по 2 гена карликовости. Одновременно ростовые реакции на ГК изучали и на родительских сортах, а также на некоторых известных стандартных сортах.

Опыты проводили с 3-дневными проростками, которые высаживали на раствор ГК (100 мг/л) на 9 дней и выдерживали в факторостатной камере с люминесцентным освещением при 20°. Контрольные растения высаживали на воду. Промеры растений проводили на 14-й день от начала опыта.

Результаты одного из опытов приведены на рис. 230, где представлены ростовые реакции на гиббереллин родительских форм гибридов: слева материнская форма Ред Ривер 68 — полное отсутствие ростовой реакции, справа отцовская форма Грекум 114 — достаточно сильная ростовая реакция. На рис. 230, а в середине гибрид 144 — сильная ростовая реакция. На рис. 230, б в середине гибрид 1742 — полное отсутствие ростовой реакции. Внешний вид гибридных растений после обработки ГК

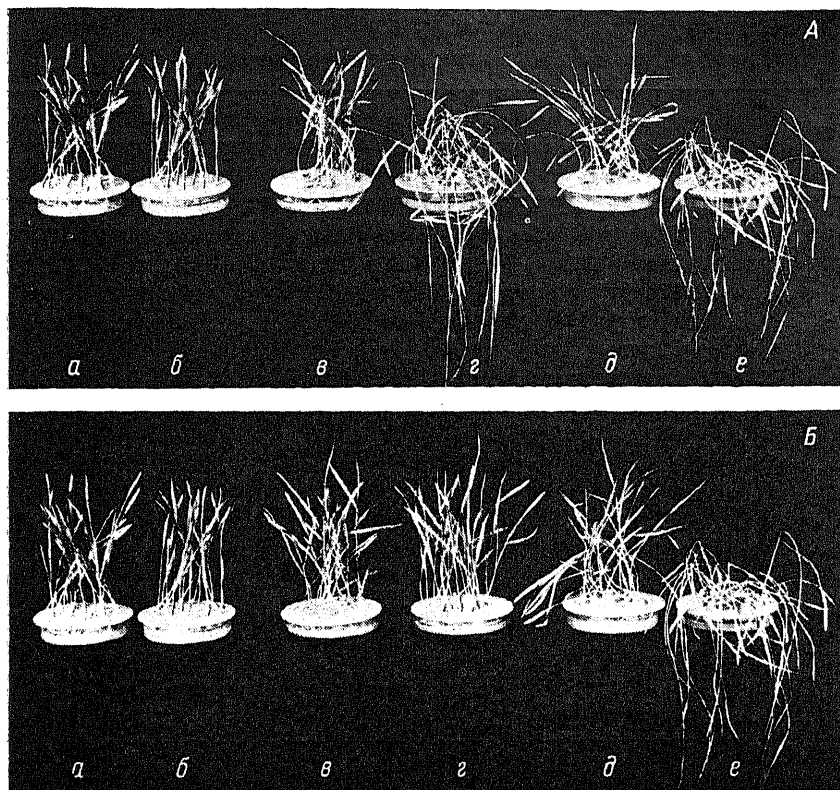


Рис. 230. Проростки родительских сортов и гибридов пшеницы после обработки гибберелловой кислотой

А: а — Ред Ривер 68 (контроль); б — Ред Ривер 68 — ГК; в — гибрид 144/1 (контроль); г — гибрид 144/1 — ГК; д — Грекум 114 (контроль); е — Грекум 114 — ГК; Б: а — Ред Ривер 68 (контроль); б — Ред Ривер 68 — ГК; в — гибрид 1742 (контроль); г — гибрид 1742 — ГК; д — Грекум 114 (контроль); е — Грекум 114 — ГК

показывает, что гибрид 144 не унаследовал от родительского сорта Ред Ривер 68 его ростовую реакцию на действие ГК, а гибрид 1742 унаследовал ее.

Отсутствие ростовой реакции на гиббереллин является характерным признаком сортов, имеющих гены карликовости. Поэтому глазомерная оценка проростков в наших опытах позволяет быстро выделить гибриды, у которых предполагается такая же высокая устойчивость к полеганию, как у родительских полукарликовых сортов пшеницы.

Полевые испытания выделенных этим методом гибридов с предполагаемой высокой устойчивостью к полеганию полностью подтвердили данные лабораторной оценки (табл. 27).

Однако при таком методе оценки остается достаточно большая группа гибридов, которые в различной степени проявляют ро-

Таблица 27

Устойчивость сортов и гибридов пшеницы к полеганию

Номер гибрида	Сорт или гибрид	Длина проростков, % от контроля	Устойчивость к полеганию, балл	
			лабораторная	полевая
	Ред Ривер 68	101,99	5	5
	Питик 62	102,01	5	5
	Шербати Сонора	101,37	5	5
	Грекум 114	149,00	4-3	4
	Радуга	150,10	4-3	4-3
	Саратовская 29	178,85	3-2	3-2
163	Ред Ривер 68 × Грекум 114	108,77	5	5
1489	То же	105,83	5	5
144/I	»	162,98	4-3	4
1742	»	104,69	5	5
1491	»	100,73	5	5-4
2201	Грекум 114 × Шербати Сонора	126,78	5-4	5
2033	То же	154,75	4-3	4-3
1652	»	171,46	3-2	3
2512	Питик 62 × Радуга	139,01	5-4	5
1239	То же	140,85	5-4	5-4

стовую реакцию в ответ на обработку ГК. Поэтому помимо глазомерной оценки проводили точные количественные измерения линейных размеров растений на 14-й день от начала опыта. При промере учитывалась длина участка проростка от основания стебля до первого листа. Полученные данные размеров растений, обработанных ГК, выражались в процентах от размеров контрольных растений.

Величины процентов указывают на силу ростовой реакции растений на гиббереллин и, будучи распределены по баллам (до 110% — 5 баллов, 111-140% — 5-4 балла, 141-170% — 4-3 балла, 171-200% — 3-2 балла), представляют собой шкалу лабораторной оценки устойчивости растений к полеганию. Эта шкала построена в результате проведения работы по приведенному методу со стандартными сортами яровой пшеницы, у которых известна устойчивость к полеганию в полевых условиях. Баллы лабораторной оценки сопоставили с баллами полевой оценки устойчивости сортов и гибридов к полеганию, полученным за 3 года наблюдений. Результаты работы показывают, что предложенный метод лабораторной обработки гибридов карликовых и некарликовых пшениц гиббереллином и измерение их ростовой реакции дает оценку устойчивости растений, совпадающую с полевой.

Это позволяет за короткий срок — 14 дней [Случевская и др., 1982] — выделить из массы гибридов именно те, которые унаследовали ростовую реакцию карликовых пшениц в ответ на воздействие гиббереллином, и определить возможную устойчивость к полеганию тех гибридов, которые не унаследовали реакцию карликовых сортов.

Следует отметить, что оценки гибридов на их устойчивость к полеганию, полученные лабораторным методом, соответствуют полевым оценкам испытания растений в самых суровых погодных условиях, вызывающих сильное полегание.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Генетическая и гормональная регуляция являются двумя сторонами сложного и взаимосвязанного механизма, контролирующего как процессы роста, так и процессы генеративного развития растений. Проблема взаимосвязи этих двух систем регуляции является важной как для познания фундаментальных закономерностей управления онтогенезом растений, так и для практического осуществления регуляции роста, размножения, цветения и плодоношения растений.

Представленные факты по влиянию фитогормонов на процессы цветения и роста растений указывают лишь на начальные звенья приложения действия фитогормонов к регуляции этих процессов и на тот конечный морфогенетический эффект, который связан с активностью генетического аппарата.

Природа самого взаимодействия фитогормонов с гениным аппаратом наследственности еще мало известна и ее изучение связано с применением методов многих отраслей биологической науки, в том числе и исторического метода.

В процессе эволюции генезис видов в определенных условиях внешней среды и возникновение нейтральных, длиннодневных, короткодневных видов и форм яровых, полужимых и озимых, высокорослых и карликовых явились результатом изменений,носящих приспособительный характер, которые закреплялись в генетическом аппарате растений. А поскольку ныне существующие виды и формы растений несут отпечаток своей предыдущей истории, то те вещества, которые возникали и возникают в рецепторных органах, непосредственно реагирующих на условия внешней среды, играют выдающуюся роль, являясь как бы посредниками, медиаторами между сигналами, поступающими из внешней среды, и аппаратом наследственности — генетическим кодом.

Таковыми веществами являются фитогормоны. Однако и физиологические пути регуляции развития и само образование фитогормонов контролируются сложными полигенными системами. В этом плане в данной главе приводятся исследования по выяснению роли фитогормонов в генетически детерминированных приспособительных реакциях биотипов растений (нейтральность,

длиннодневность, короткодневность), а также по генетическому контролю возрастной, температурной и фотопериодической регуляции цветения.

Гормональная регуляция роста у высокорослых форм и карликовых мутантов гороха осуществляется через гормонально-ингибиторный баланс, в котором существенную роль играют связанные формы гиббереллинов и ингибиторы роста (КГК и АБК). Наибольший рост и наибольшее содержание гиббереллинов обнаружено у высокорослого сорта Торсдаг, не испытывавшего действия 3 факторов карликовости: гена карликовости, света и ингибитора; наименьший рост и наименьшее содержание гиббереллинов наблюдается у растений карликового сорта К-511, испытывающего действие этих 3 факторов.

Содержание АБК оказалось в обратной зависимости от интенсивности роста стеблей на свету и в темноте у обеих форм гороха. Реакция высокорослых форм гороха на обработку экзогенными фитогормонами противоположна реакции карликовых мутантов. На обработку ГК сильнее реагируют карлики, на действие АБК более отзывчивы высокорослые формы гороха.

При изучении гормональной регуляции роста у карликовых форм пшеницы оказалось, что в отличие от генетических карликов гороха карликовые пшеницы под действием экзогенной ГК не увеличивают свой рост до уровня высокорослых растений. При этом была установлена следующая закономерность: резкое усиление роста у сортов без генов карликовости, слабое усиление роста у сортов, имеющих один или два гена карликовости, и полное отсутствие ростовой реакции у сортов с тремя генами карликовости. Действие другого фитогормона терпеноидной природы — АБК, ингибирующего рост, проявлялось в одинаковой мере у высокорослых, полукарликовых и карликовых сортов.

Отсутствие у пшениц с генами карликовости ростовой реакции на экзогенные гиббереллины послужило основой для разработки метода диагностики устойчивости к полеганию. Метод предназначен для использования в селекционной работе с целью быстрого выделения гибридов с высокой устойчивостью к полеганию.

Сопоставление данных, полученных в опытах с различными сортами гороха и пшеницы, позволяет сделать общий вывод, что гены карликовости у карликовых пшениц обладают значительно более сильным задерживающим рост стебля действием, чем гены карликовых форм гороха и некоторых других видов растений. Это задерживающее действие находится в прямой зависимости от числа генов карликовости и, вероятно, связано с выработкой больших количеств ингибиторов роста, инактивирующих эффект как природных, так и извне вносимых гиббереллинов. В этом и заключается, по-видимому, механизм «блока» Радли и природа «вещества карликовости» Хермсена.

Изучение взаимодействия генетической и гормональной регуляции процессов роста у карликовых форм имеет большое теоретическое и практическое значение.

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

В предыдущих главах был показан всеобъемлющий характер фотопериодической реакции цветения в семенном размножении растений. Не менее важна роль фотопериодической реакции и в вегетативном размножении. Как различаются разные фотопериодические группы по реакции цветения, так существуют и разные фотопериодические группы по вегетативному способу размножения. Известны 3 основных типа вегетативного размножения: 1) луковицами, 2) клубнями и 3) корнеплодами.

В ходе эволюции вырабатывались противоположные фотопериодические реакции этих типов вегетативного размножения. Так, большинство луковичных растений [Самыгин, 1946] являются длиннодневными и различаются между собою по критической, т. е. минимальной, длине дня, при которой начинается образование луковиц.

Приуроченность образования луковиц к длинному дню возникла как приспособление к перенесению неблагоприятных условий (засухи) конца лета в засушливых степных областях. В то же время стрелкование и цветение луковичных почти не зависит от длины дня, хотя в некоторых случаях идет немного быстрее на длинном дне.

Что касается другого типа вегетативного размножения — клубнеобразования, то он представлен в основном короткодневными растениями. Короткодневный тип фотопериодической реакции клубнеобразования также явился ярко выраженной приспособительной реакцией сохранения потомства в экстремальных условиях высокогорных и равнинных областей Южной и Северной Америки — местах происхождения картофеля. Цветение у большинства клубненосов подавлено и наступает быстрее на длинном дне.

Таким образом, при доминировании вегетативного типа репродуктивного развития у определенных групп растений ярко выраженной является фотопериодическая регуляция именно этого, а не семенного способа размножения (цветения).

В настоящей главе более детально разбираются фотопериодическая и гормональная регуляция клубнеобразования и проведено сопоставление этой регуляции сравнительно с фотопериодической и гормональной регуляцией цветения.

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ КЛУБНЕОБРАЗОВАНИЯ

Клубнеобразование — доминирующий тип репродуктивного развития у клубненосных растений, широко распространенных в дикой флоре нашей планеты и занимающих значительное место среди культурных растений. Возникновение и распространение этого типа размножения связаны с условиями места происхождения клубненосных растений и являются результатом их адаптации к этим условиям.

Уже в первые 20 лет после открытия фотопериодизма было установлено, что для многочисленных видов клубненосных растений фактором, способствующим клубнеобразованию, является воздействие короткими фотопериодами. При этом для одних видов клубнеобразование оказалось возможным только на коротком дне, другие были способны к клубнеобразованию, хотя и в меньшей степени, и на длинном дне. Это различие получило объяснение в приспособительном характере фотопериодической реакции клубнеобразования, способствующем перенесению растениями неблагоприятных условий определенных периодов времени года, подобно тому как было доказано экологическое значение фотопериодической реакции зацветания растений [Самыгин, 1946].

Особенный интерес для понимания природы клубнеобразования представляли клубненосы с качественной фотопериодической реакцией, дающие клубни только на коротком дне, такие, как уллюкус *Ullucus tuberosus* (сем. Basellaceae), кислица клубненосная *Oxalis tuberosa* (сем. Oxalidaceae), южноамериканские виды картофеля — *S. andigenum*, *S. demissum* и др. (сем. Solanaceae), топинамбур *Helianthus tuberosus* (сем. Compositae), георгина *Dahlia variabilis* (сем. Compositae) и др.

Фотопериодическая реакция клубнеобразования зависит от температурных условий, как и фотопериодическая реакция зацветания растений. Таким образом, для перехода растений к репродукции, помимо определенной длины дня, необходимы и соответствующие температурные условия. У картофеля и других клубненосных растений фактором, способствующим клубнеобразованию, служит понижение температуры. Совпадение двух факторов, способствующих клубнеобразованию растений, — короткого дня и пониженной температуры — не случайно, так как приспособление растений к этим двум факторам шло одновременно.

Такое параллельное приспособление к этим двум факторам внешней среды шло у сортов картофеля в экстремальных условиях горных районов Анд, когда осенью наступали короткие фото-

периоды с длинной холодной ночью, и у равнинных сортов побережья Тихого океана, когда почные периоды осенних дней становились прохладнее. При возделывании сортов картофеля, проникшего во все уголки нашей планеты, наблюдается постоянная связь между началом сокращения длины дня и похолоданием, с одной стороны, и клубнеобразованием — с другой. Доказательства значительной роли температурного фактора в индукции клубнеобразования клубненосов имеются и в специальных исследованиях [Gregory, 1956; Went, 1959; Courduroux, 1966].

Наиболее ранние и основополагающие исследования фотопериодической реакции клубнеобразования и последующих морфогенетических изменений были выполнены В. И. Разумовым [1931а, б] во Всесоюзном институте растениеводства. Изучая локализацию фотопериодического воздействия, он впервые показал, что у клубненосных растений влияние короткого дня, вызывающего образования клубней, воспринимается листьями, которые и являются рецепторными органами. У диких клубненосных растений *U. tuberosus* и *O. tuberosa* поведение побегов целиком зависит от светового режима листьев. Если у части растения облиственные побеги находятся на коротком дне, то они постепенно вырастают в тонкие плети, становятся положительно геотропическими и зарываются в почву.

Таким образом, весь цикл превращений (зеленый толстый побег, растущий вверх, — тонкий красноватый побег в виде плети, растущий вниз и зарывающийся в почву, — клубень — вновь нормальный зеленый побег) имеет один рычаг управления — листья, световой режим которых оказывает регулирующее действие на весь ход морфогенетических изменений. Значение установленного цикла превращений столь велико, что он был назван феноменом клубнеобразования Разумова [Чайлахян, 1980].

Результаты экспериментов и теоретические выводы по поводу локализации фотопериодической реакции и природы процесса клубнеобразования получили полное подтверждение в последующих исследованиях [Чайлахян, Жданова, 1941; Fabian, 1938; Hamner, Long, 1939; Zimmermann, Hitchcock, 1936].

Фабиан, Хамнер и Лонг, как и Разумов, высказали предположение о том, что в листьях на коротком дне образуется вещество (или вещества) гормональной природы, которое и способствует клубнеобразованию.

Таким образом, сформировалось представление о гормональной природе стимула, возникающего в листьях клубненосных растений под влиянием короткого дня, передвигающегося в стеблевые почки основания стебля и вызывающего образование клубней. Это представление было созвучно гипотезе о гормонах цветения, тоже возникшей на базе изучения фотопериодической реакции растений, и ни в какой мере не отвергало того очевидного положения, что формирование и рост клубней связаны с синтезом в листьях углеводов и других ассимилятов и передвижением их вниз в подземные органы.

В специальных исследованиях, проведенных *in vitro*, было показано, что инициация образования клубней происходит только при определенном уровне содержания сахарозы. В стерильной культуре стеблевых сегментов и изолированных столонов возникновение клубней наблюдалось только в тех случаях, когда концентрация сахарозы была выше 5% [Okazawa, 1955; Gregory, 1956]. Иначе говоря, обязательное условие для возникновения и роста клубней — достаточно высокое содержание сахаров.

В этом отношении регуляция процесса клубнеобразования также сопоставима с регуляцией цветения. Как было показано выше [Константинова и др., 1972], для образования цветочных почек необходим высокий уровень сахаров в среде культивирования. Вместе с тем клубнеобразование является чисто фотопериодической реакцией, а не обусловлено различиями в продолжительности фотосинтеза на длинном и коротком дне. Об этом и свидетельствуют опыты по влиянию на клубнеобразование длинных и коротких фотопериодов с разной интенсивностью света, но с одинаковой общей радиацией во всех вариантах. Результаты этих опытов показали, что клубнеобразование происходит только на коротких фотопериодах. Во втором случае ставили опыты с двумя видами картофеля *S. demissum* и *S. tuberosum*. Было показано, что 20-минутный интервал света посреди темного периода короткого 10-часового дня полностью снимает эффект короткого дня: у растений *S. demissum* клубни не образуются совсем, а у растений *S. tuberosum* они образуются в таком же малом количестве, как и на длинном дне [Мокроносов, Лундина, 1959]. В фотопериодической реакции клубнеобразования, как и в фотопериодической реакции цветения, ночь должна оставаться неприкосновенной.

Все это показывает, что влияние длины дня на клубнеобразование клубненосов, как облигатно формирующих клубни только на коротком дне, так и способных к их замедленному формированию на длинном дне, является подлинной фотопериодической реакцией, в которой проявляется формативное действие света.

ПРИВИВКИ НЕКЛУБНЕНОСНЫХ РАСТЕНИЙ НА КЛУБНЕНОСНЫЕ

Большое значение для выявления природы стимула, возникающего в листьях растений и способствующего клубнеобразованию, имели опыты с прививками неклубненосных растений на клубненосные.

Опыты Даниэля [Daniel, 1923a, b] и В. И. Разумова [1937, 1939, 1940] совершенно отчетливо показали, что в листьях неклубненосных растений подсолнечника, привитого на топинамбур, и многих пасленовых: паслена черного, баклажанов, томатов, белладонны и дурмана, привитых на южноамериканские виды картофеля, образуются вещества, вызывающие клубнеобразование, т. е. возникает неспецифический стимул клубнеобразования.

Таким образом, оказалось, что у фотопериодически чувствительных южноамериканских видов картофеля клубнеобразование в условиях длинного дня за счет собственного листового аппарата не происходит и вместе с тем оно идет за счет листового аппарата других видов, которые сами не обладают способностью к клубнеобразованию.

Значительно позднее опыты по выяснению природы стимула клубнеобразования, возникающего в листьях не клубненосных растений, и роли фотопериодических условий в его образовании были проведены Ничем [Nitsch, 1965, 1966]. В этих опытах растения короткодневного подсолнечника сорта Русский Мамонт прививали в качестве доноров на обезлиственные подвои — растения топинамбура сортов Piedalla 17 и Vilmorin D 19. Клубнеобразование у подвоев топинамбура происходило только на коротком 9-часовом дне и не происходило на длинном 16-часовом дне.

Если темновой 15-часовой период короткодневного цикла прерывался в середине 1-часовым периодом красного света, то клубнеобразования также не было. Все это свидетельствует о том, что реакция клубнеобразования у привитых растений является типичной фотопериодической реакцией.

На основании этих опытов Нич пришел к выводу о том, что в листьях растений подсолнечника на коротком дне возникает неспецифический фотопериодический стимул, который обладает способностью вызывать клубнеобразование у подвоев топинамбура. Он назвал этот стимул фотопериодическим, потому что тот возникал в листьях привоев короткодневного сорта подсолнечника только на коротком дне.

Передвижение фотопериодического стимула из привоев подсолнечника в подвои топинамбура происходит одновременно с передвижением сахаров у привитых растений, которое ранее исследовалось в нашей совместной работе с А. Л. Курсановым и сотр. [Курсанов и др., 1958]. Были сделаны двойные прививки: топинамбур — подсолнечник — топинамбур и подсолнечник — топинамбур — подсолнечник и изучалось содержание сахаров во флоэме каждого компонента прививки. Выяснилось, что флоэма каждой привитой части сохраняет особенности углеводного состава, свойственные виду: в коре подсолнечника преобладают моносахара, в коре топинамбура — олигосахариды.

Вместе с тем при подкормке верхнего компонента прививки радиоактивной углекислотой $^{14}\text{CO}_2$ преобладающим сахаром в проводящей системе всех компонентов по всей длине стебля привитых растений оказалась сахароза, при этом мало менялось и соотношение между сахарозой и манозами. Это указывает на известную независимость состава сахаров в проводящих клетках от специфического обмена углеводов остальных тканей.

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ КЛУБНЕОБРАЗОВАНИЯ В ПРИВИВКАХ РАСТЕНИЙ ТАБАКОВ НА КАРТОФЕЛЬ

К выяснению природы фотопериодического стимула клубнеобразования мы совместно с Л. И. Яниной, А. Г. Деведжяном и Г. Н. Лотовой [Чайлахян и др., 1980, 1981, 1982] провели межродовые прививки разных сортов табака на различные фотопериодически чувствительные виды картофеля. В качестве привоев брали сорта табака, различающиеся по характеру фотопериодической реакции: короткодневный сорт Мамонт, длиннодневный Сильвестрис и фотопериодически нейтральный Трапезонд. В качестве подвоев брали виды картофеля, способные к клубнеобразованию только на коротком дне: *S. andigenum*, *S. sparsipilum* и *S. polyadenium*.

Растения табаков сортов Мамонт и Трапезонд до прививки выращивали на длинном дне, сорта Сильвестрис — на коротком дне.

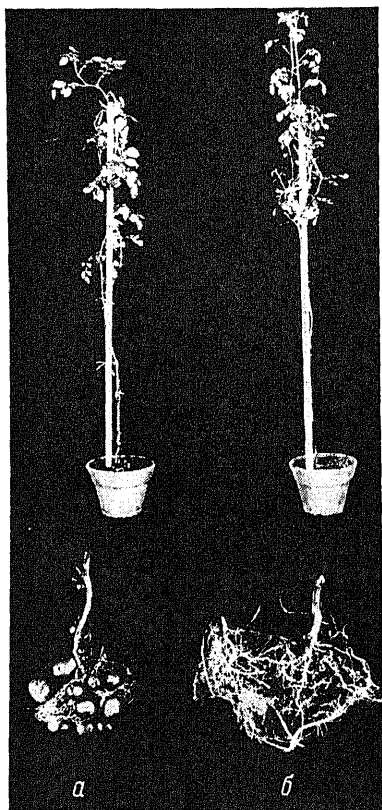


Рис. 231

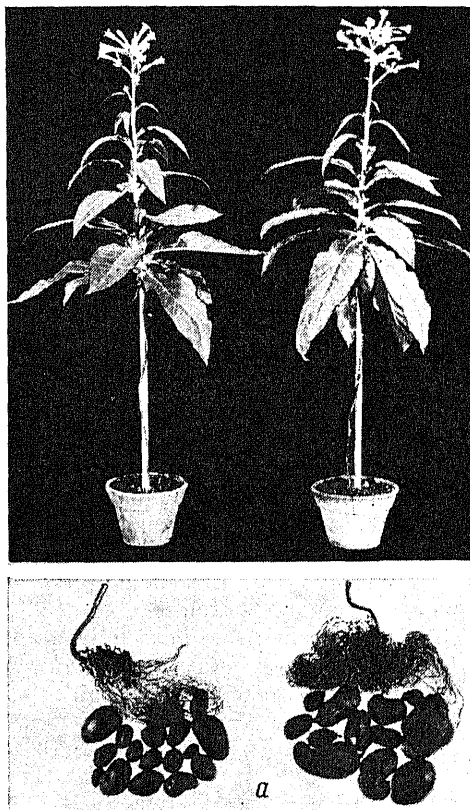


Рис. 232

Для прививок брали верхушки растений табаков Мамонт и Сильвестрис в возрасте 5 мес, табака Трапезонд в возрасте 3—5 мес. Растения всех 3 видов картофеля выращивали на длинном дне до 3-месячного возраста. Прививки делали клином в расщеп и в период приживания содержали в достаточно влажном воздухе. Однако значительная часть привоев табака на картофель не приживалась ввиду большого несоответствия диаметров стеблей — малого у картофеля и большого у табака. Все сохранившиеся привитые растения каждого варианта опыта разделяли на две группы. Растения одной группы оставляли на длинном 15—16-часовом дне, другой — на коротком 9-часовом дне. При этом у подвоев картофеля удаляли все листья и побеги.

В течение опытов привои табаков постепенно проявляли характерную для них фотопериодическую реакцию: привои сорта Мамонт на коротком дне бутонизировали и цвели, на длинном дне оставались в вегетативном состоянии; привои сорта Сильвестрис, наоборот, на коротком дне оставались в фазе розетки, а на длинном дне бутонизировали и цвели; привои сорта Трапезонд бутонизировали и цвели на коротком дне и бутонизировали на длинном дне.

Привои контрольных прививок *S. andigenum* фазу цветения прошли до прививок.

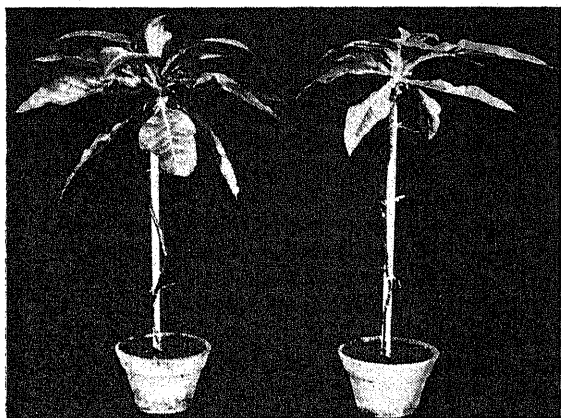


Рис. 231. Привитые растения *S. andigenum* на коротком (а) и длинном (б) дне (25.IX и 3.X 1979 г.)

Клубнеобразование у подвоя на коротком дне; отсутствие клубней у подвоев на длинном дне

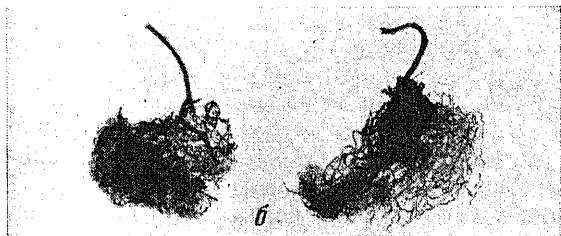


Рис. 232. Привитые растения короткодневного табака Мамонт на картофель *S. andigenum* на коротком (а) и длинном (б) дне (16.X 1979 г. и 2.XI 1979 г.)

На коротком дне у привоев табака цветение, у подвоев картофеля клубнеобразование; на длинном дне у привоев табака вегетация, у подвоев картофеля клубнеобразования нет

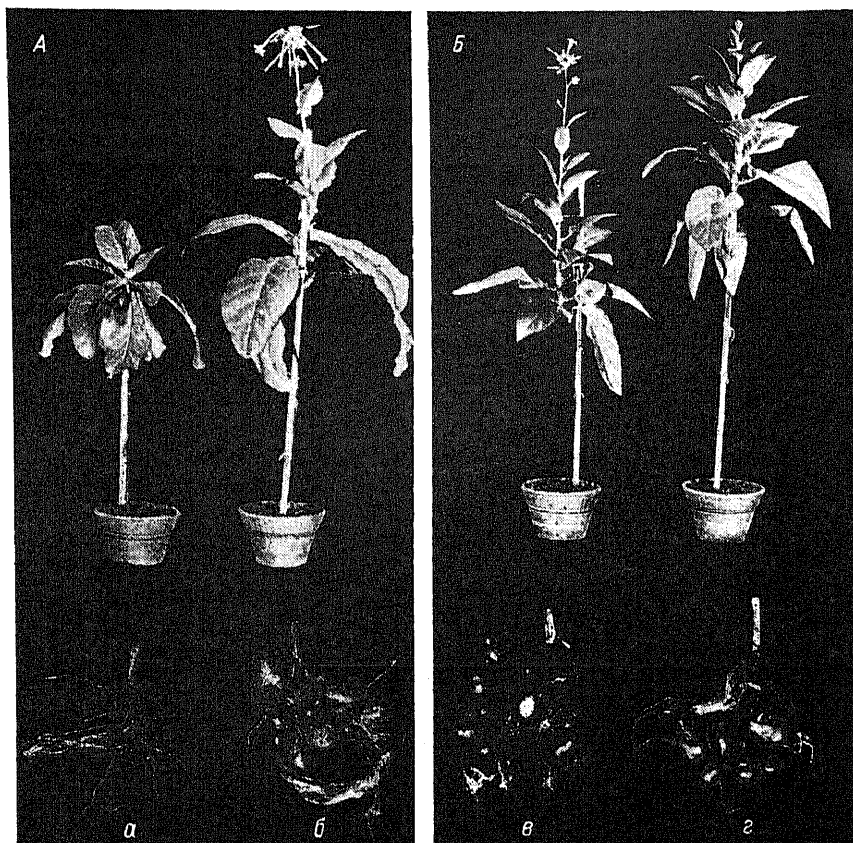


Рис. 233. Привитые растения длиннодневного табака Сильвестрис (А) и нейтрального табака Трапезонд (Б) на картофель *S. andigenum* на коротком (а, в) и длинном (б, г) дне (23-IX 1980 г.)

В прививках Сильвестриса на картофель на коротком дне (а) у привоя табака розетка, у подвоя картофеля клубней нет; на длинном дне (б) у привоя табака цветение, у подвоя картофеля клубнеобразование. В прививках Трапезонда на картофель на коротком (в) и длинном (г) дне у привоев табака цветение, у подвоев — клубнеобразование

Как видно из рис. 231, в контрольных прививках картофеля *S. andigenum* на этот же картофель образование клубней было на коротком дне, а на длинном дне у подвоев клубней не было.

В прививках табака Мамонт на *S. andigenum* образование клубней было только на коротком дне и не было или было в значительно меньшем количестве на длинном дне (рис. 232).

В прививках длиннодневного табака сорта Сильвестрис на *S. andigenum* образования клубней не было на коротком дне и оно шло только на длинном дне, т. е. достаточно определенно проявилось задерживающее клубнеобразование действие коротко-

го дня на листья привоев табака (рис. 233, а). Прививки фотопериодически нейтрального табака сорта Трапезонд на *S. andigenum* показали, что образование клубней у них происходило как на коротком, так и на длинном дне, но на коротком дне оно было сильнее (рис. 233, в).

Таким образом, в регулирующем влиянии привоев фотопериодически различных сортов табака на клубнеобразование подвоев картофеля *S. andigenum* проявились в зависимости от длины дня как стимуляция, так и ингибирование этого процесса. Вместе с тем в этих опытах наблюдалось совпадение между способностью к цветению у привоев табака и способностью подвоев картофеля к образованию клубней — в прививках Мамонта на *S. andigenum* на коротком дне было цветение привоев и клубнеобразование у подвоев, на длинном не было цветения и не было клубнеобразования или оно было меньше; в прививках Сильвестриса на *S. andigenum* на коротком дне не было цветения привоев и клубнеобразования у подвоев, на длинном дне было и цветение, и клубнеобразование; в прививках Трапезонда на *S. andigenum* на длинном и коротком дне было и цветение привоев, и образование клубней у подвоев.

В целом результаты опытов с прививками различных по характеру фотопериодической реакции сортов табака на виды картофеля, образующие клубни только на коротком дне, дают новое подтверждение способности листьев не клубненосных растений вызывать клубнеобразование у подвоев картофеля. Вместе с тем они дают основание прийти к заключению, что возникновение в листьях привоев табака стимула, передвигающегося по стеблю и обладающего способностью вызывать клубнеобразование у подвоев картофеля, находится под фотопериодическим контролем. Это значит, что условия фотопериодического режима, благоприятные для цветения различных видов табака, являются одновременно и условиями, благоприятными для возникновения в их листьях стимула клубнеобразования.

ОНТОГЕНЕЗ И ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОРГАНОВ В ПРОЦЕССАХ КЛУБНЕОБРАЗОВАНИЯ

Выявленные закономерности фотопериодической регуляции клубнеобразования хорошо иллюстрируют взаимодействие не только органов как в интактных целостных, так и в привитых растениях, но и организма и среды, когда сложная растительная система меняет свое физиологическое состояние вместе с изменением условий внешней среды, а это влечет за собой как количественные, так и качественные изменения функциональных связей целостного организма.

Основными этапами онтогенеза клубненосных растений, как и растений, размножающихся семенами, являются: 1) эмбриональный, протекающий в клубнях в процессе их формирования, роста и периода покоя; 2) молодости, или ювенильный, начинаю-

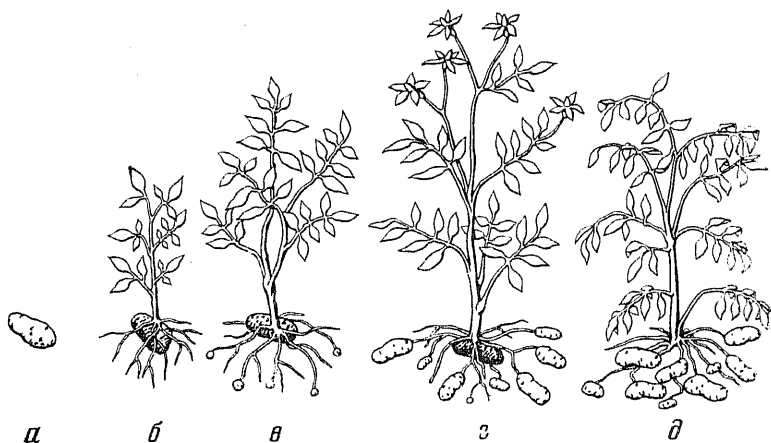


Рис. 234. Основные этапы онтогенеза растений картофеля *S. tuberosum*
 а — эмбриональная жизнь, б — молодость, в — зрелость, г — размножение,
 д — старение

щийся с прорастания почек и охватывающий период формообразования вегетативных органов — корней, стеблей, листьев; 3) зрелости, начинающийся с формирования первых молодых клубней и совпадающий с образованием бутонов или цветков; 4) размножения, проходящий в течение всего периода массового образования клубней и полного старения материнского клубня; 5) старости, охватывающий период полной остановки клубнеобразования, падения жизнедеятельности, подвядания и отмирания растений [Чайлахян, 1958а] (рис. 234). Таким образом, клубнеобразование у клубненосков наступает лишь в пору их зрелости, к которой растения приходят после определенных возрастных изменений. Сам процесс клубнеобразования оказался далеко не однозначным, и в результате наблюдений и опытов выявилась его более полная характеристика.

Вероятно, самым первым исследователям-ботаникам, побывавшим на родине картофеля — в высокогорьях Анд и других местах Южной Америки, бросалась в глаза необычайная способность различных видов картофеля к образованию подземных побегов — столонов, которые развиваются особенно интенсивно, когда растения не могут перейти к образованию клубней. Явления интенсивного образования столонов на растениях до перехода их к образованию клубней наблюдали экспериментаторы-физиологи растений, выявившие условия образования столонов и клубней, — В. И. Разумов [1931а, б] и Г. Х. Молотковский [1952] на сортах картофеля, Курдюру [Courduroux, 1966] на растениях топинамбура. Г. Х. Молотковский в опытах с прививками картофеля *S. demissum* на дурман *Datura aegyptica* наблюдал на одном привое много столонов, которые принимали горизонтальное положение, иногда зарывались в почву и вновь появлялись на ее поверх-

ности, но клубни на этих столонах не формировались. Совершенно очевидно, что клубнеобразование состоит из двух фаз — фазы образования и роста столонов и фазы образования и роста клубней — и что эти фазы требуют различных условий внешней среды и обуславливаются различными внутренними условиями метаболизма трофических и гормональных веществ.

В опытах Курдюру [Courduroux, 1966] растения тонинамбура помещали в условия благоприятные и неблагоприятные (длина дня и температура) для клубнеобразования, и на столонах образовывались участки в виде вздутых, перемежающиеся с неуволженными участками. На основании этих опытов он выдвинул гипотезу, что клубнеобразование является процессом обратимым и наступает в результате действия не одного, а нескольких стимулов. В наших опытах подвое южноамериканских сортов картофеля *S. andigenum*, *S. sparsipilum*, *S. polyadenium* в контрольных прививках и в прививках на них табака сорта Мамонт в условиях длинного дня интенсивно формировали столоны и к клубнеобразованию не переходили.

Представление о двухфазности клубнеобразования аналогично концепции о двухфазности цветения высших растений [Чайлахян, 1960, 1964]. Как образование надземных стеблей и побегов предшествует формированию цветков, так и образование подземных стеблей и побегов — столонов предшествует формированию клубней. Это представление имеет существенное значение для выяснения гормональных механизмов клубнеобразования у интактных и привитых растений.

ВЛИЯНИЕ ФИТОГОРМОНОВ НА КЛУБНЕОБРАЗОВАНИЕ

Роль фитогормонов и физиологически активных веществ в процессах клубнеобразования исследовалась на целых растениях, на отдельных моделях — частях растений — и в культуре изолированных стеблевых сегментов и столонов *in vitro*. При этом выяснилось, что в клубнеобразовании принимают участие все известные нам фитогормоны: ауксины, гиббереллины, абсцизины, цитокинины, а также этилен [Vince-Prue, 1975].

Хотя были первоначальные указания на то, что обработка растений картофеля слабыми растворами ИУК и 2,4-дихлорфеноксиксусной кислоты (2,4-Д) несколько ускоряла формирование клубней [Schreven van, 1956], но в дальнейших работах это не подтвердилось. Так, обработка растений бегонии *Begonia evansiana* растворами ИУК и нафтилуксусной кислоты в условиях короткого дня задерживала образование клубней [Esahi et al., 1964], при этом содержание эндогенных ауксинов падало при перенесении растений с длинного дня на короткий.

Полное подавление клубнеобразования под влиянием β -индолимасляной кислоты (ИМК) было получено в опытах Р. Х. Турецкой [1955]. Черенки из верхушечных частей взрослых расте-

ний картофеля (*S. tuberosum*) сорта Эпикур обрабатывали раствором этого препарата. Контрольные черенки образовали клубни и слаборазвитые корни, у обработанных черенков клубней не было, а возникали многочисленные корни.

В культуре изолированных тканей картофеля [Chapman, 1955] и топинамбура [Nitsch J., Nitsch C., 1956] *in vitro* введение ауксинов в синтетическую среду было необходимо для роста клубней, но специфического влияния непосредственно на процесс клубнеобразования не было выявлено.

Во многих опытах с обработкой растений картофеля *S. tuberosum* растворами гиббереллинов было замечено подавление клубнеобразования [Okazawa, 1959]. Так, обработка гиббереллином укорененных листьев картофеля в условиях длинного дня задерживала рост клубней и накопление ассимилятов [Booth, Lowell, 1972]. Обработка гиббереллином целых растений картофеля, у которых после декапитации и удаления молодых листьев началось клубнеобразование в условиях длинного дня, полностью подавляла этот процесс [Hammes, Beyers, 1973]. Такая же задержка клубнеобразования под влиянием гиббереллинов наблюдалась у топинамбура [Courduroux, 1964], у *B. evansiana* [Okagami et al., 1977], у *S. andigenum* в условиях короткого дня [Kumar, Wareing, 1973].

Экстрагирование гиббереллинов из столонов растений картофеля, находящихся на длинном дне, выявило относительно высокий уровень содержания природных гиббереллинов, однако с наступлением клубнеобразования они исчезали и повышался уровень ингибиторов роста [Okazawa, 1967].

Вещества, ингибирующие рост, были найдены у картофеля еще в 1949 г. Хембергом [Hemberg, 1949], причем в покоящихся клубнях содержание ингибиторов роста было больше, чем после прерывания периода покоя. Позднее ингибиторы роста были найдены в столонах и молодых клубнях картофеля [Booth, 1963], а одно из ингибирующих рост веществ было идентифицировано как АБК [Milbrogrow, 1967].

Известно, что образованию клубней предшествуют задержка роста столонов и их утолщение. Поэтому ингибиторы роста в отличие от ауксинов и гиббереллинов способствуют клубнеобразованию. В отношении синтетических препаратов задерживающего действия уже давно было установлено, что обработка гидразидом малеиновой кислоты вызывает у картофеля образование воздушных клубней [Denisen, 1953]. Позднее это было показано в опытах, где при воздействии ретардантами ССС и АМО-1618 на растения как картофеля [Humphries, 1963; Hammes, 1971], так и топинамбура [Courduroux, 1966] процесс формирования клубней проходил более интенсивно.

Влияние АБК на клубнеобразование картофеля было детально изучено Вэрингом и сотр. [El-Antably et al., 1967], которые показали, что обработка АБК целых растений картофеля *S. andigenum* и других сортов *S. tuberosum* ускоряла клубнеоб-

разование. Более того, у черенков *S. andigenum* с одним листом и одной пазушной почкой, срезанных с находившихся на коротком дне растений, добавление АБК индуцировало формирование клубней в пазухе листа после его удаления, добавление же АБК к обезлиственному черенку, взятому с находящихся на длинном дне растений, не приводило к образованию клубней [Kumar, Wareing, 1973].

У бегонии *B. evansiana* обработка АБК на длинном дне не индуцировала образования воздушных клубней [Hashimoto, Tamura, 1969]. Вместе с тем в других исследованиях было показано, что применение абсцизинов способствует образованию клубней у топинамбура [Charnay, Courdouroux, 1972], картофеля [Menzel, 1980] и георгины *D. pinnata* [Halevy, Brian, 1975].

Цитокинины впервые были обнаружены в клубнях топинамбура [Nitsch J., Nitsch C., 1960], а позднее в перидерме клубней картофеля [Tizio, 1966].

Экспериментальных данных по влиянию цитокининов на интактные клубненосные растения немного, и они свидетельствуют, что такого рода обработка не дает эффекта. В частности, обработка листьев интактных растений картофеля 6-БАП и кинетином существенно не влияла на процесс клубнеобразования [Артамонов, 1975; Badizadegan et al., 1972]. Равным образом опрыскивание картофеля раствором кинетина разной концентрации в условиях открытого грунта и в оранжерее привело к ослаблению роста надземных частей и корней и к подавлению клубнеобразования в тем большей мере, чем выше была концентрация раствора [Цовян, Котикян, 1981]; вместе с тем авторы наблюдали частичную стимуляцию клубнеобразования при предпосевном замачивании клубней картофеля в растворах кинетина.

Значительно эффективнее оказались исследования, в которых испытывалось влияние цитокининов не на интактные растения, а на изолированные верхушечные почки и столоны клубненосных растений, культивируемые *in vitro* на синтетической питательной среде.

Впервые Курдюру [Courdouroux, 1966] удалось обнаружить усиление процесса клубнеобразования на столонах топинамбура под влиянием кинетина, а Азахире и Ничу [Azahira, Nitsch, 1968] ускорить образование клубней на столонах *Ullucus tuberosus* и *Dioscorea* путем введения в среду кинетина и 6-БАП.

Наиболее обстоятельными в этом направлении были работы Палмера и Смита [Palmer, Smith, 1969, 1970; Smith, Palmer, 1970], изучавших влияние АБК, кинетина и этилена на рост изолированных столонов и образование клубней у картофеля *S. tuberosum*. Выяснилось, что добавление АБК приостанавливает рост столонов, но клубнеобразования не происходит. При добавлении кинетина начинают утолщаться столоны и формирование клубней. Выяснилось также, что действие кинетина на формирование клубней связано с его способностью подавлять активность гидролазы крахмала и усиливать активность его син-

тетазы, т. е. способствовать крахмалообразованию [Courduroux, 1966; Palmer, Barker, 1973]. Также было установлено, что при воздействии этилена на изолированные стеблевые сегменты картофеля наблюдается утолщение столонов, но клубнеобразования и накопления крахмала не происходит [Palmer, Barker, 1973]. Позднее сходные результаты получили Маук и Лэнгвилл [Mauk, Langille, 1978] в опытах с изолированными столонами картофеля, где вместо кинетина применялся зеатинрибозид.

ЭФФЕКТ ФИТОГОРМОНОВ В КОМПЛЕКСНОЙ РЕГУЛЯЦИИ КЛУБНЕОБРАЗОВАНИЯ

В целях сравнительного изучения роли фитогормонов в клубнеобразовании топинамбура и картофеля нами были проведены совместные исследования сначала в Ереванском государственном университете, а затем в Институте физиологии растений.

Опыты с топинамбуром проводили совместно с Х. К. Хажакяном и А. Г. Деведжяном [Чайлахян и др., 1979]. Для избежания непосредственного влияния на листья и столоны физиологически активные соединения вводили в 2-месячные растения через место кольцевания стебля ниже 2–3-й пары листьев, которые покрывались мхом и полиэтиленовой пленкой. В течение 37 дней вводили слабые растворы фитогормонов — ГК, АБК, ИУК, кинетина, а также ретарданта ССС.

Результаты опыта показали, что интенсивное клубнеобразование у контрольных и опытных растений идет только на коротком дне. У растений, обработанных гибберелловой кислотой, резко задерживается образование клубней и вместо них наблюдается интенсивное развитие столонов. При обработке же растений АБК стимулируется образование клубней, в меньшей мере этот эффект проявляется при действии ССС. Обработки растений ИУК и кинетином не влияли на образование и рост клубней.

Опыты с двумя формами картофеля — сортом *S. chacoense* и гибридом *S. chacoense* × *S. acaule* — проводились нами совместно с А. Г. Деведжяном, Л. И. Яниной, Х. К. Хажакяном [Чайлахян и др., 1981] в условиях длинного естественного дня. Однако в связи с тем, что обе формы картофеля имеют короткодневную количественную реакцию клубнеобразования, в периоды обработки растений фитогормонами их переводили на короткий день: у *S. chacoense* этот период продолжался 25 дней и у *S. chacoense* × *S. acaule* — 20 дней.

Обрабатывали растения двумя способами — опрыскиванием надземных частей и поливом в почву. Испытывали растворы ГК, АБК, ИУК и ретарданта ССС.

Реакция на действие фитогормонов и ретарданта проявилась у обеих форм картофеля, но более четко у *S. chacoense*; также проявились оба способа обработки, но более заметно — опрыскивание растений. Результаты испытания представлены на рис. 235 и в табл. 28.

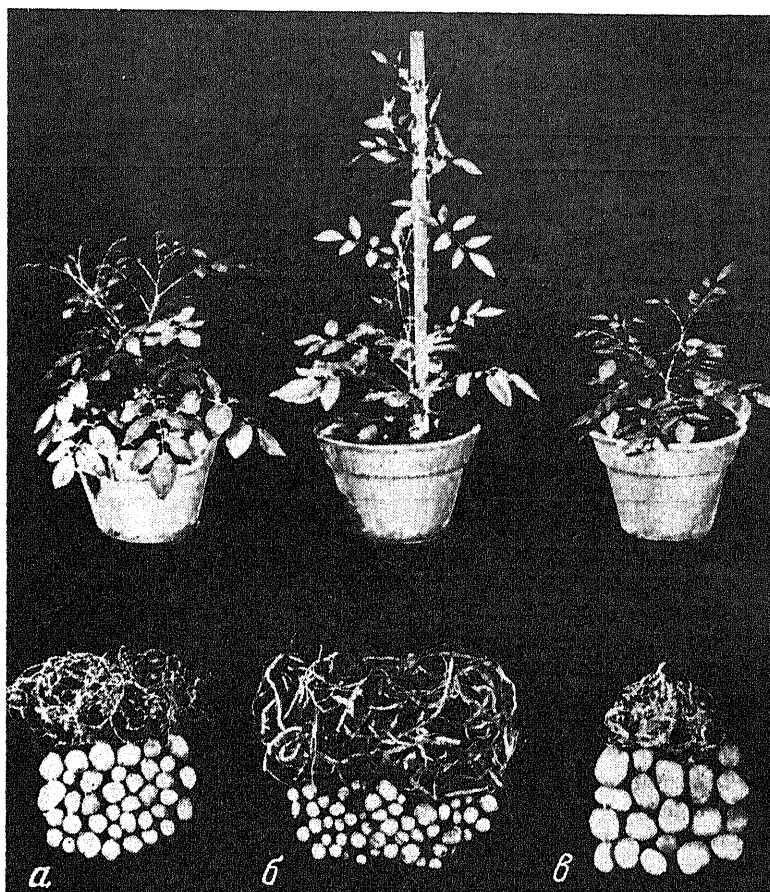


Рис. 235. Образование столонов и клубней у растений картофеля *S. chacoense* после опрыскивания их растворами фитогормонов (31.VIII 1979 г.)

а — контроль, вода, б — гибберелловая кислота, в — абсцизовая кислота

Весьма определенно выявилась специфика действия разных фитогормонов. ГК сильно стимулировала образование и рост столонов, но при этом рост клубней был сильно подавлен. АБК подавляла рост столонов и при уменьшенном числе клубней значительно стимулировала их рост, что проявлялось в увеличении размеров и веса клубней. ИУК не изменила число завязавшихся клубней и не повлияла на их размеры и вес. Ретардант ССС, не влияя на число клубней, увеличил размеры и вес клубней, хотя и в меньшей степени, чем АБК.

Рост надземных частей под влиянием ГК значительно усиливался; в меньшей мере увеличение роста было под влиянием ИУК; под влиянием АБК и ретарданта ССС рост был подавлен.

Таким образом, у обеих форм картофеля при различных спо-

Таблица 28

Влияние фитогормонов на клубнеобразование *S. chacoense* и *S. chacoense* × *S. acaule* при опрыскивании

Вариант обработки	<i>S. chacoense</i>			<i>S. chacoense</i> × <i>S. acaule</i>		
	Высота растений, см	Число клубней на 1 растение	Вес клубней, г/растение	Высота растений, см	Число клубней на 1 растение	Вес клубней, г/растение
Контроль	20	35	40 (100)	13	16	12 (100)
ГК	29	37	28 (70)	28	13	10 (83)
ИУК	22	35	41 (102)	15	16	13 (108)
АБК	17	21	65 (162)	9	12	18 (160)
ССС	18	35	48 (120)	10	18	16 (133)

Примечание. В скобках указан процент к контролю.

собах введения гормонов выявилась обратная корреляция между ростом надземных частей (листоносных побегов) и ростом клубней, с одной стороны, и между ростом подземных побегов (столонов) и ростом клубней — с другой.

Результаты опытов по изучению влияния фитогормонов на клубнеобразование топинамбура и двух форм картофеля при различных способах их введения (через место кольцевания стеблей, при опрыскивании надземных органов, через корни путем полива почвы) оказались совпадающими. Эти опыты подтвердили и основные результаты многочисленных исследований по изучению влияния фитогормонов на процессы клубнеобразования.

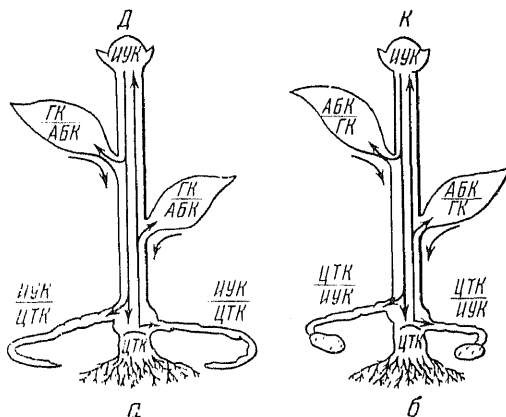
Были получены данные и по содержанию фитогормонов в растениях, находящихся на различной длине дня. Аналитические определения содержания эндогенных фитогормонов, проведенные А. Г. Деведжаном и Х. К. Хажакяном [1982], показали, что в листьях картофеля *S. demissum* (строго короткодневного по реакции клубнеобразования) гибберелинов больше на длинном, абсцизинов — на коротком дне; в столонах на коротком дне цитокининов больше, чем на длинном, особенно много цитокининов было в клубнях, сформировавшихся на коротком дне.

МЕХАНИЗМ КЛУБНЕОБРАЗОВАНИЯ У ИНТАКТНЫХ КЛУБНЕНОСНЫХ РАСТЕНИЙ И В ПРИВИВКАХ НЕКЛУБНЕНОСНЫХ РАСТЕНИЙ НА КЛУБНЕНОСНЫЕ

Образование столонов и клубней — процесс, специфичный только для клубненосных, протекает в нижних почках основания стеблей растений. В процессе клубнеобразования как у интактных клубненосных растений, так и у привитых растений действуют два

Рис. 236. Механизм клубнеобразования у клубненосных растений

Фотопериодическая реакция клубнеобразования, образующего клубни только на коротком дне: а — на длинном (Д) дне в связи с преобладанием в листьях синтеза гиббереллинов (ГК) над абсцизинами (АБК) и преобладанием в нижних стеблевых почках ауксинов (ИУК) над цитокининами (ЦТК) идет образование и рост столонов; б — на коротком (К) дне в связи с преобладанием в листьях синтеза абсцизинов (АБК) над гиббереллинами (ГК) и преобладанием в нижних стеблевых почках цитокининов (ЦТК) над ауксинами (ИУК) идет клубнеобразование



комплекса фитогормонов: 1) гиббереллины и абсцизины, образующиеся в листьях и в определенном соотношении перетекающие в нижние стеблевые почки основания стеблей; 2) ауксины, образующиеся в верхушке стебля, и цитокинины, образующиеся в корнях и перетекающие в нижние стеблевые почки в определенном соотношении. Оба эти комплекса влияют на клубнеобразование, но по-разному: гиббереллины и абсцизины обуславливают регуляцию образования и роста столонов, тогда как ауксины и цитокинины регулируют формирование и рост клубней растений.

Соотношения гиббереллинов и абсцизинов в листьях и стеблевых почках складываются на длинном дне в сторону преобладания гиббереллинов, на коротком дне — в сторону преобладания абсцизинов. Соотношение ауксинов и цитокининов в стеблевых почках складывается на длинном дне в сторону преобладания ауксинов, на коротком — в сторону преобладания цитокининов.

Таким образом, вырисовывается общий механизм клубнеобразования у видов, образующих клубни на коротком дне и не образующих их на длинном (рис. 236). Гормональная регуляция клубнеобразования у этих растений осуществляется на коротком дне при благоприятном соотношении фитогормонов в две фазы. В первую фазу идет поступление гиббереллинов и абсцизинов из листьев в нижние стеблевые почки: сначала под влиянием гиббереллинов происходят образование и рост столонов, затем под влиянием абсцизинов — задержка их роста. Во вторую фазу под влиянием цитокининов начинают утолщение столонов и образование клубней. На длинном дне при неблагоприятном соотношении гормонов идет только образование столонов.

На основе этого механизма клубнеобразования решается полувековой вопрос о природе стимула клубнеобразования, возник-

кающего в листьях клубненосных и неклубненосных растений. Этот стимул представляет собой бикомпонентный гормональный комплекс, состоящий из гиббереллинов и абсцизинов. Он регулирует в нижних стеблевых почках только первую фазу клубнеобразования — возникновение и рост столонов. Гиббереллины и абсцизины имеют одинаковую природу для подсолнечника и топинамбура, табака, картофеля и других родов и видов пасленовых, и комплекс этих гормонов, образующихся в листьях, в равной мере регулирует образование и рост как надземных стеблей и побегов, так и подземных побегов и столонов.

Фотопериодическая регуляция клубнеобразования у клубненосных растений как эффект, вызываемый физическим фактором — соотношением продолжительности световых и темновых часов в течение суток, получает объяснение в биосинтезе, транспорте и действии комплексов фитогормонов, т. е. в гормональной регуляции клубнеобразования.

Расшифровка механизма клубнеобразования клубненосных растений дает возможность подойти и к решению вопроса о механизме клубнеобразования в прививках неклубненосных растений на клубненосные.

Гормональный механизм в целом остается у привитых растений таким же, как и у интактных клубненосных растений. Существенное различие заключается в том, что вместо собственного листового аппарата клубненосам придается листовой аппарат неклубненосных растений, в котором осуществляется фотопериодический контроль.

В гормональной регуляции клубнеобразования в прививках табаков, отличающихся по характеру фотопериодической реакции, — короткодневного Мамонта, нейтрального Трапезонда и длиннодневного Сильвестриса, на виды картофеля *S. andigenum*, *S. sparsipilum*, *S. polyadenium*, образующие клубни только на коротком дне, отчетливо проявляется еще одна связь, требующая сопоставления. Это совпадение условий длины дня, благоприятной, с одной стороны, для клубнеобразования подвоев, а с другой — для цветения привоев, тем более поразительно, что процессы клубнеобразования и цветения глубоко различны по своей природе.

Совпадение это объясняется тождеством механизма образования в листьях только первого бикомпонентного комплекса фитогормонов — гиббереллинов и абсцизинов, регулирующих первую фазу процессов клубнеобразования и цветения. Первой фазой этих процессов является рост столонов в случае клубнеобразования и рост надземных стеблей в случае цветения.

Курдюру [Courduroux, 1964, 1966] на основе исследований, в которых было показано, что клубнеобразование вызывается гормональным фактором, переходящим через место прививки [Gregory, 1956; Snarman, 1958], и собственных опытов по клубнеобразующей активности экстрактов из клубней топинамбура пришел к выводу о существовании специального вещества клуб-

необразования, которое предположительно назвал туберигеном. По аналогии с комплексом гормонов цветения — флоригеном, состоящим из гиббереллинов и антезинов, можно использовать термин «тубериген», обозначая им не одно гипотетическое вещество клубнеобразования, а комплекс фитогормонов, регулирующих клубнеобразование, — гиббереллинов, абсцизинов и цитокининов.

ОСОБЕННОСТИ ВЛИЯНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ И КАЧЕСТВА СВЕТА НА ЦВЕТЕНИЕ И КЛУБНЕОБРАЗОВАНИЕ

В дополнение к сопоставлению фотопериодической и гормональной регуляции цветения и клубнеобразования нами совместно с Т. Н. Константиновой, Н. П. Аксеновой и Т. В. Баврипой [Konstantinova et al., 1985] были проведены опыты по сравнительному изучению влияния интенсивности и качества света на 2 типа репродуктивного морфогенеза: образование цветочных почек у стеблевых каллусов цветущих растений фотопериодически нейтрального табака сорта Трапезонд и образование столонов и клубней у стеблевых черенков картофеля *S. tuberosum* сорта Миранда, обладающего количественной короткодневной реакцией в отношении клубнеобразования.

Как уже описывалось выше, у подвоев картофеля под влиянием привоев табака Трапезонд наблюдается образование клубней, что указывает на определенные черты сходства механизмов регуляции репродуктивного развития у этих видов.

Каллусы табака и черенки картофеля культивировали *in vitro* на среде Мурасиге и Скута при содержании сахара в среде, оптимальном для образования цветочных почек у табака (5% глюкозы) и клубней у картофеля (10% сахарозы). Среда культивирования для каллусов включала 1 мг/л кинетина и разное содержание ИУК: 0,01 мг/л; 0,1 мг/л или 1 мг/л. В опытах с черенками картофеля испытывали 3 варианта среды культивирования — без фитогормонов, с кинетином (1 мг/л) и ИУК (1 мг/л).

В табл. 29 и на рис. 237 представлены данные по влиянию низкой и высокой интенсивности света на образование цветоч-

Таблица 29

Действие интенсивности и качества света на морфогенез каллусов табака Трапезонд (среда содержала 1 мг/л кинетина, 0,1 мг/л ИУК)

Почки на 10 каллусов	Интенсивность света, Вт/м ²		Качество света		
	23	46	белый	синий	красный
Вегетативные	57	49	49	8	15
Цветочные	149	187	187	56	139

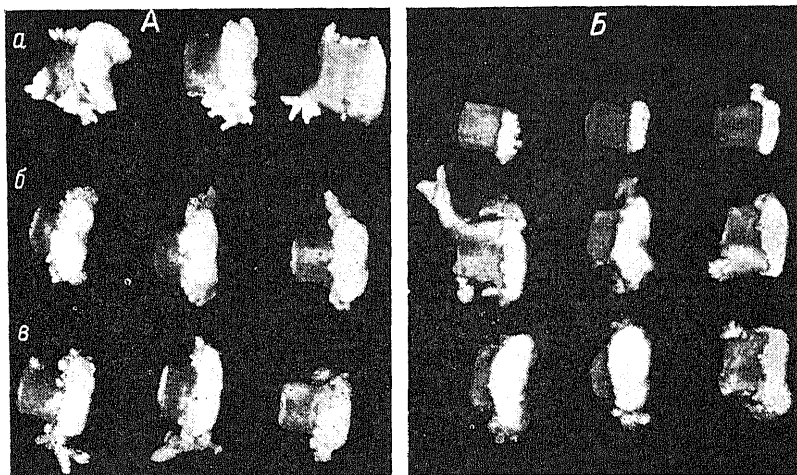


Рис. 237. Влияние интенсивности (А) и качества (Б) света на морфогенез стеблевых каллусов табака Трапезонд

А: каллусы в темноте (а), на свету низкой (23 Вт/м²) (б) и высокой (46 Вт/м²) (в) интенсивности; Б: каллусы на синем (а), красном (б) и белом (в) свету

ных почек у каллусов табака. Видно, что с повышением интенсивности света образование цветочных почек усиливается.

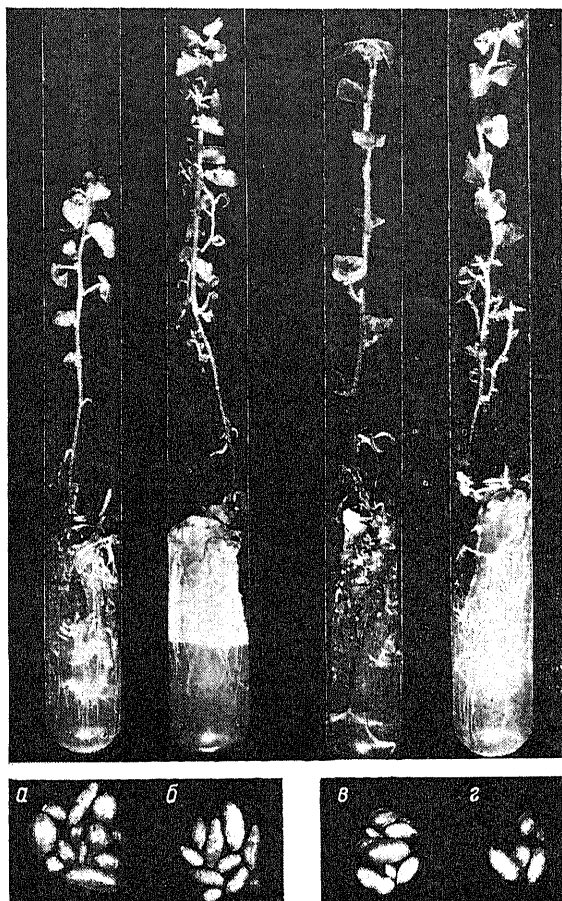
Процесс клубнеобразования у картофеля сорта Миранда также существенно зависел от интенсивности света. В условиях короткого дня образование столонов и клубней происходило значительно раньше и более интенсивно, чем в условиях длинного дня. При этом на свету высокой интенсивности процесс клубнеобразования шел активнее, чем на свету низкой интенсивности. На рис. 238 видно, что в зависимости от длины дня и интенсивности света менялась как интенсивность роста надземной части — стебля растений, так и активность процесса клубнеобразования. Наименьшая длина стебля и наиболее активное клубнеобразование наблюдалось в условиях короткого дня и на свету высокой интенсивности.

Таким образом, наблюдается определенное сходство в регуляции обоих типов репродуктивного развития в культуре *in vitro*. Как образование цветочных почек у каллусов табака, так и образование клубней у картофеля активируется при повышении интенсивности света. Вместе с тем образование цветочных почек у табака Трапезонд, обладающего нейтральной фотопериодической реакцией, несколько активируется в условиях длинного дня. Образование клубней у картофеля сорта Миранда, являющегося по реакции клубнеобразования короткодневным растением с количественной реакцией, усиливается на коротком дне.

В следующей серии опытов изучали влияние качества света на образование цветочных почек и клубней. Спектральный состав

Рис. 238. Влияние длины дня и интенсивности света на рост и клубнеобразование растений картофеля Миранда на белом свете и без фитогормонов

а, б — короткий день;
в, г — длинный день;
а, в — высокая интенсивность света;
б, г — низкая интенсивность света



света при одном определенном соотношении в среде фитогормонов (1 мг/л кинетина и 0,4 мг/л ИУК) выявил заметное различие в цветении табака Трапезонд: на красном свете цветочных почек на каллусах табака было значительно больше, чем на синем (см. табл. 29).

Спектральный состав света оказал заметное формативное влияние как на надземную, так и на подземную часть растений картофеля (рис. 239). При освещении красным светом сформировались растения с вытянутым стеблем, при освещении синим — с укороченным стеблем. Этот эффект усиливался с увеличением продолжительности освещения красным и синим светом и более отчетливо проявился в условиях длинного дня. При отсутствии гормонов в среде культивирования освещение синим светом привело также к усилению образования и роста клубней. Подобное же изменение донорно-акцепторных отношений между надземными и подземными органами в зависимости от качества

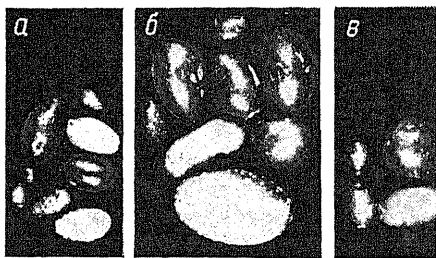
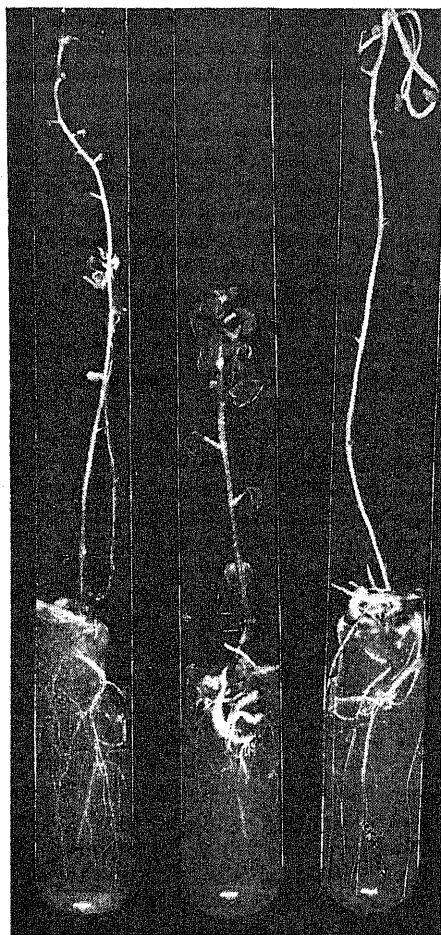


Рис. 239. Влияние качества света на рост и клубнеобразование растений картофеля Миранда на среде без фитогормонов

Свет белый (а), синий (б), красный (в)

света, а также стимуляция синим светом роста корнеплодов у растений редиса показана в работах Н. П. Воскресенской [1979].

Опыты, описанные выше, в обеих сериях были проведены на среде без фитогормонов или при одном определенном соотношении гормонов в среде. Эти опыты показали противоположное действие качества света на клубнеобразование и цветение: синий свет стимулировал образование клубней и ингибировал образование цветочных почек. В отличие от этого красный свет стимулировал образование цветочных почек и ингибировал образование клубней.

В дальнейшем [Аксенова и др., 1986; Chailakhyan et al., 1986] были проведены детальные опыты по изучению влияния качества света на цветение и клубнеобразование при разном содержании гормонов в среде культивирования.

При этом в случае картофеля в среду вносили только ИУК или только кинетин, а в случае эксплантатов табака оба гормона одновременно, но в различных соотношениях.

В этих опытах выяснилось, что действие качества света на цветение и клубнеобразование существенным образом зависит от присутствия гормонов в среде культивирования.

Результаты опытов с эксплантатами табака представлены в табл. 30 и на рис. 240. Как видно из данных табл. 30,

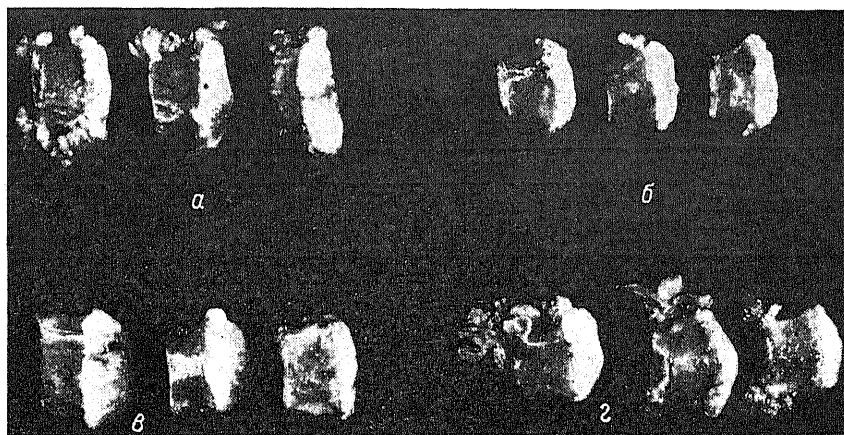


Рис. 240. Влияние качества света и гормонов на морфогенез стеблевых каллусов табака Трапезонд

а, в — красный свет, б, г — синий свет, а, б — кинетин 1 мг/л, ИУК — 0,1 мг/л; в, г — кинетин 1 мг/л, ИУК — 1 мг/л

на среде без фитогормонов образование почек у стеблевых эксплантатов идет слабо. При освещении красным светом формируется больше цветочных почек, чем в условиях синего света. Вместе с тем выявляется кооперативное влияние качества света и фитогормонов на интенсивность флорального морфогенеза у

Таблица 30

Влияние спектрального состава света и фитогормонов в среде на морфогенез стеблевых каллусов табака Трапезонд

Почки на 10 каллусов	Без гормонов	Кинетин 1 мг/л, ИУК 0,01 мг/л	Кинетин 1 мг/л, ИУК 0,1 мг/л	Кинетин 1 мг/л, ИУК 1 мг/л
Красный свет				
Вегетативные	1	26	82	23
Цветочные	9	131	96	11
Синий свет				
Вегетативные	8	40	37	43
Цветочные	2	30	72	120

стеблевых эксплантатов табака. При постоянном высоком содержании кинетина и при низком содержании ИУК, а следовательно, при высоком соотношении кинетина к ИУК в среде культивирования на красном свете наблюдается интенсивное, а на синем — слабое образование цветочных почек. При увеличении концентрации ИУК в 100 раз картина меняется на противоположную.

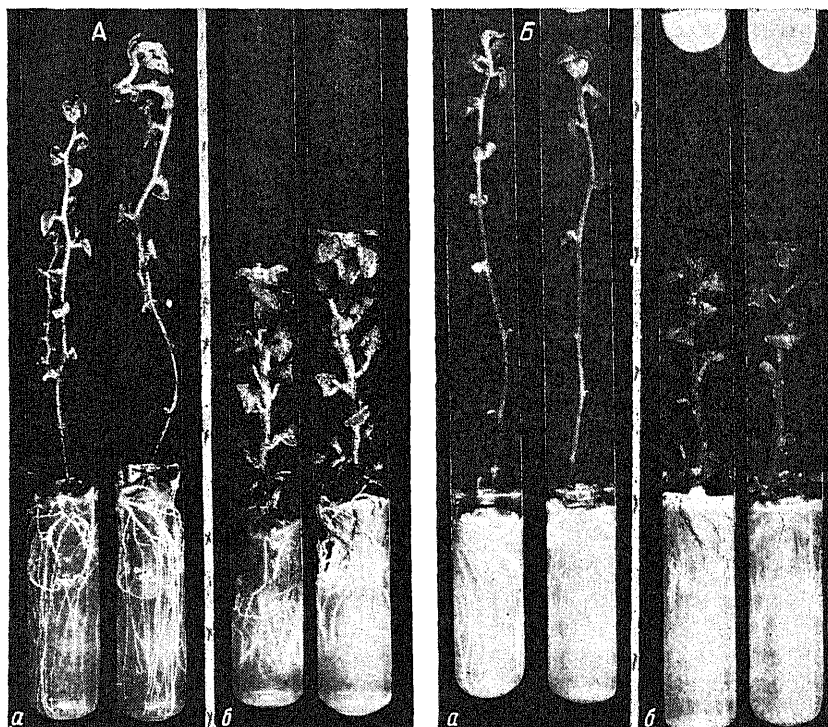
Таблица 31

Влияние спектрального состава света и фитогормонов на образование клубней у черенков картофеля сорта Миранда (расчет на 10 растений)

Гормон	Вес клубней, г		Вес клубней, г	
	Красный свет	Синий свет	Красный свет	Синий свет
	Короткий день		Длинный день	
Без гормонов	0,37	1,96	0	1,33
ИУК	2,30	1,00	2,58	1,03
Кинетин	0,64	2,30	0,93	2,76

На фоне высокой концентрации ИУК и относительно сниженного соотношения кинетина к ИУК в условиях красного света образование цветочных почек значительно уменьшается, а в условиях синего света — увеличивается.

В опытах с картофелем выяснилось, что на красном свету стебли значительно более вытянуты по сравнению со стеблями



на синем свете (рис. 241). При внесении кинетина в среду культивирования рост стеблей ингибировался еще более сильно на синем свете, иногда прямо на стеблях образовывались клубнеобразные утолщения, анатомическое строение которых сходно с клубнем.

Существенное влияние оказали спектральный состав света и на подземную часть растений. Как видно из табл. 31 и рис. 242, внесение кинетина в культуральную среду в условиях синего света заметно стимулировало клубнеобразование. При освещении же красным светом стимулирующий эффект кинетина не проявился (на коротком дне) или же был выражен значительно слабее (на длинном дне). Зависимость морфогенетического действия ИУК от спектрального состава света оказалась прямо противоположной той, которая выявилась в случае кинетина. Внесение ИУК в культуральную среду заметно стимулировало клубнеобразование в условиях красного света и не оказало влияния в условиях синего света. Особенно ясно стимулирующее влияние ИУК в комбинации с освещением красным светом обнаружилось в условиях длинного дня.

В целом в этих опытах выявилась тесная зависимость между влиянием спектрального состава света и действием фитогормонов в культуре *in vitro* как на флоральный морфогенез у стеблевых эксплантатов фотопериодически нейтрального табака, так и на процесс клубнеобразования у картофеля.

При этом поразительным образом наиболее оптимальные сочетания качества света и фитогормонов были прямо противоположны для процессов цветения и клубнеобразования: для цветения — красный свет+кинетин, а также синий свет+ИУК; для клубнеобразования — красный свет+ИУК, а также синий свет+кинетин.

В целом результаты опытов, проведенных *in vitro*, являются еще одним подтверждением развиваемой нами

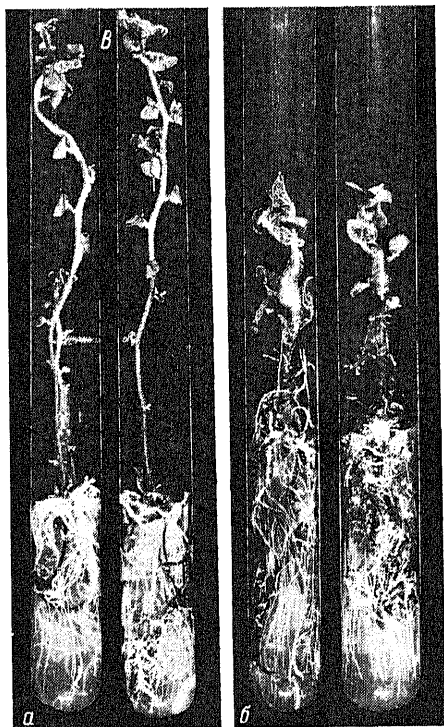


Рис. 241. Морфогенез растений картофеля на красном (а) и синем (б) свете

А — среда без гормонов;

Б — ИУК 1 мг/л;

В — кинетин — 1 мг/л

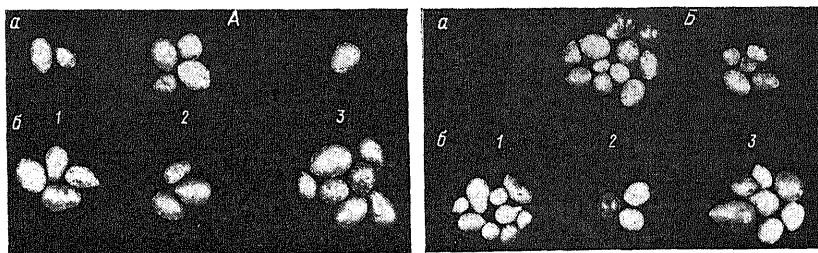


Рис. 242. Влияние качества света и фитогормонов в среде культивирования на клубнеобразование в условиях короткого (А) и длинного (Б) дня

а — красный свет, б — синий свет; 1 — среда без гормонов, 2 — ПУК 1 мг/л; 3 — кинетин 1 мг/л

пден о существовании как общих, так и специфических черт в механизме фотопериодической и гормональной регуляции цветения и клубнеобразования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, цветение и клубнеобразование, будучи различными формами размножения растений, по своему содержанию и эволюционному значению — глубоко различные процессы. Известно, что цветение — переломный этап в онтогенезе растений, в течение которого происходит смена поколений, полностью осуществляется цикл развития гаметофитов, опыление, оплодотворение, образование зародыша и эндосперма, после чего идет созревание семян и плодов. Огромное значение цветения в возникновении новых видов и форм в эволюции растений неоспоримо.

Клубнеобразование — это переломный этап в онтогенезе клубненосов, в течение которого происходит утолщение верхушек столонов и отложение крахмала и других притекающих веществ, приводящих к увеличению размеров и созреванию клубней. Значение клубнеобразования заключается в сохранении потомства сортов и клонов клубненосных растений.

Вместе с тем необычайно велика роль фотопериодизма как в семенном, так и вегетативном размножении высших растений и поразительны те параллели закономерностей, которые были вскрыты для фотопериодических реакций цветения и клубнеобразования растений.

Параллели в закономерностях фотопериодических реакций цветения и клубнеобразования охватывают целый ряд важных событий. В обоих случаях листья служат рецепторными органами фотопериодического воздействия, в них происходят изменения метаболизма веществ, в частности гормональных соединений: возникают стимулы гормональной природы, долгое время занимавшие воображение естествоиспытателей. И если в области цветения разгадка стимула была найдена в представлении о синтезе

в листьях гормонального комплекса, состоящего из гиббереллинов, антезинов и ингибиторов типа абсцизинов [Чайлахян, 1958а, 1982а], то в области клубнеобразования мы сейчас находим ее в представлении о синтезе в листьях гормонального комплекса, состоящего из гиббереллинов и абсцизинов [Чайлахян, 1982].

В обоих случаях идет передвижение наряду с другими метаболитами гормональных соединений в стеблевые почки, что сигнализирует о начале метаболических и морфологических изменений в меристемах стеблевых почек, обладающих определенной структурой и уровнем содержания трофических и гормональных веществ. Наконец, общим является представление о наличии двух фаз в процессах как цветения, так и клубнеобразования. По гормональной зависимости совпадает первая фаза — образование и рост стеблей в случае цветения и образование и рост столонов в случае клубнеобразования.

На этом параллели прерываются и вступает в силу специфичность процессов цветения и клубнеобразования, обусловленная ходом изменений в апексах зацветающих стеблей и в апексах клубнеобразующих столонов, в которых значительную роль играют гормональные соединения, притекающие из верхушки стебля и из корней.

Результаты модельных опытов, проведенных *in vitro* с влиянием интенсивности и качества света, тоже указывают на существование параллелей и их разрыв в механизмах фотопериодической и гормональной регуляции цветения и клубнеобразования растений. Если образование цветочных почек у каллусов табака и клубней у картофеля одинаково активируется при повышении интенсивности света, то во взаимодействии качества света и фитогормонов при регуляции этих процессов выявились две противоположные синергические группы: красного света и кинетина или синего света и ауксина в процессе цветения; синего света и кинетина или красного света и ауксина в процессе клубнеобразования.

Идет своеобразный невидимый контакт между лучами красного и синего света, падающими на растения, и фитогормонами, находящимися в субстрате, возникают изменения в метаболизме и меняется направленность формообразовательных процессов растений.

ЦЕЛОСТНОСТЬ ОРГАНИЗМА В РАЗВИТИИ РАСТЕНИЙ

Учение о целостности организма, о взаимозависимости в развитии его частей являлось одним из главных положений эволюционной теории Чарльза Дарвина [Дарвин, 1939, 1941], который считал, что целостность организмов вырабатывалась в процессе эволюции как следствие взаимодействия живого тела и среды. В последарвиновский период возникли концепции, рассматривающие организм как сумму отдельных частей или сумму клеток. Наиболее яркое выражение концепции о клеточном государстве нашли во взглядах Ферворна [1897], который писал, что растительный организм — это республиканское государство клеток, а животный организм — это монархическое государство. Однако представления об организме как о сумме клеток, не нашли продолжения и в настоящее время имеют лишь исторический интерес.

Вместе с тем учение о целостности организма в его дарвиновском понимании получило дальнейшее развитие в ряде классических работ [Павлов, 1947; Тимирязев, 1936; Северцев, 1949; Шмальгаузен, 1938; Леб, 1926] и легло в основу научных трудов Д. И. Ивановского [1925], Н. А. Максимова [1946] и др. Особое внимание в этих работах уделялось представлению Дарвина о двух основных типах соотношений между частями целого организма — координациям и корреляциям. Координации — это сосуществование частей без наличия видимых связей между ними, сосуществование определенных морфофизиологических особенностей строения, сложившихся в филогенезе. Корреляции — это соотношения между отдельными частями и признаками, складывающиеся в индивидуальном развитии организма на основе согласованной функциональной деятельности отдельных органов и передаваемые по наследству.

Ранее мы уже рассматривали взаимоотношения между отдельными частями растительного организма, выявляющиеся как в природной, так и в экспериментальной обстановках [Чайлахян, 1955в]. Соотношения частей, выявляющиеся в экспериментальной обстановке, были разделены на корреляции, возникающие при удалении отдельных частей организма, при локальном воздействии условиями внешней среды, при трансплантациях растений.

Позднее Достал [Dostal, 1967] рассмотрел целостность растений на разных фазах развития организма, обобщил большой материал по рекапитуляциям, регенерациям, корреляциям, трансплантациям, а также проанализировал явление полярности и роль факторов внешней среды в целостности.

ТРОФИЧЕСКИЕ И ГОРМОНАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ ЦЕЛОСТНОСТИ РАСТЕНИЙ

Взаимодействие частей растительного организма основано на передвижении и круговороте воды и минеральных соединений, поступающих из почвы, и органических веществ, возникающих в процессах фотосинтеза в листьях и в результате синтетической деятельности в корнях. Впервые Д. А. Сабинин [1940] на основе критического анализа многих экспериментальных данных выдвинул обобщающее представление о круговороте и реутилизации минеральных соединений в целом растении. Согласно этому представлению, круговорот разных элементов минерального питания в зависимости от их химических свойств и физиологических функций происходит различным образом: 1) соединения типа азота движутся по большому кругу: лист — стебель — корень — стебель — лист; 2) соединения типа калия передвигаются по малому кругу: лист — стебель — лист; 3) соединения типа кальция не принимают участия в передвижении веществ. При этом автором допускалась возможность иного характера передвижения различных соединений одного и того же вещества.

Д. А. Сабинин [1949] впервые обосновал представление о корне как органе не только поглощения, но и превращения веществ, обладающем высокой синтетической активностью. Доказательства наличия в растении двух органов с высокой синтетической активностью — листьев как световой лаборатории и корней как темновой лаборатории — позволили ему выдвинуть обобщающее представление о круговороте органических веществ в растении.

Основные положения этого представления были строго доказаны позднее: это относится к способности корней синтезировать как аминокислоты и амиды, так и пуриновые основания, фосфорорганические и другие соединения. Позднее А. Л. Курсанов [1960, 1976] дал экспериментально обоснованную и полную картину круговорота веществ и метаболической роли корней.

Особый интерес представляют результаты исследований по локализации синтеза и транспорта алкалоидов, полученные во взаимных прививках алкалоидных и безалкалоидных растений. В опытах Шмук с сотр. [Шмук и др., 1939] обычный табак *N. tabacum* прививался на *N. glauca*, содержащий алкалоид анабазин — в листьях обыкновенного табака под влиянием подвоя образовался не никотин, а анабазин, свойственный подвою. В последующих опытах [Шмук, 1946; Ильин, 1955; Dawson, 1942; Hieke, 1942] делались прививки табака на томаты и томатов на

табак. В этих опытах была ясно показана роль корней и их взаимодействие с листьями: в корнях образуются или сами алкалоиды, или какие-то вещества, которые являются исходными для синтеза алкалоидов. Образование исходных веществ в корнях является процессом, специфическим только для алкалоидных растений, тогда как окончательный синтез алкалоидов в листьях не является специфическим и проходит в листьях как алкалоидных, так и безалкалоидных растений.

Весьма важную роль в многогранной взаимосвязи физиологических процессов, которая пронизывает всю жизнедеятельность растений, играет гормональная система. Подобно тому как у животных организмов нервно-гуморальная система рассматривается как самостоятельная наряду с системами кровообращения, пищеварения и другими, у растений гормональная система отличается от систем, обеспечивающих энергетическую и питательную функции.

Известны 5 основных групп фитогормонов — ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизины и этилен, которые, обладая общей способностью стимуляции ростовых процессов, различаются по своему химическому строению, характеру биосинтеза и специфичности действия на рост и формирование растений.

Химическая природа основных пяти групп фитогормонов различна: 1) ауксины — это производные индола, основным природным ауксином является ИУК, 2) гиббереллины — тетрациклические карбоновые кислоты класса детерпенов, из них наиболее распространенным является гиббереллин А₃, или гибберелловая кислота; 3) цитокинины — производные 6-аминопурина, основным природным цитокинином является зеатин, 4) АБК представляет собой оптически активный сесквитерпеноид; 5) этилен — это бесцветный газ, ненасыщенный углеводород с двойной связью.

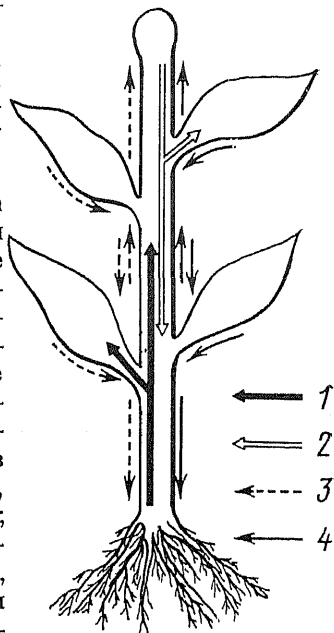
В настоящее время имеются достаточно веские экспериментальные обоснования для выделения еще одной группы фитогормонов — антезинов, влияющих на образование цветочных органов, химическое строение которых пока еще неизвестно.

Имеются многочисленные экспериментальные данные, показывающие место образования и пути передвижения фитогормонов. Местом образования ауксинов являются стеблевые почки с молодыми формирующимися листочками, откуда эти вещества передвигаются вниз по стеблю к корням в базипетальном направлении, попадая в боковые побеги и листья [Холодный, 1936а; Went, 1938]. Местом образования цитокининов являются корни, откуда цитокинины вместе с пасоккой передвигаются вверх по стеблю в акропетальном направлении и таким образом попадают в надземные части растений — листья, побеги и стеблевые почки [Skog, Miller, 1957; Mothes, 1964; Кулаева, 1973].

Если ауксины и цитокинины обладают ярко выраженной полярностью передвижения, то гиббереллины, абсцизины и антезины обладают способностью передвижения в обоих направлениях. Этилен распространяется по растению от места его образования

Рис. 243. Круговорот фитогормонов в растении

Передвижение цитокининов (1) из корней вверх в акропетальном направлении; ауксинов (2) из верхушек стебля вниз в базипетальном направлении; абсцизинов (3) и гиббереллинов (4) из листьев в обоих направлениях



путем диффузии. Хотя по поводу места образования гиббереллинов имеются различные представления, основанные главным образом на обнаружении высокого уровня их содержания во всех органах растений [Муромцев, Агнистикова, 1973], тем не менее имеются веские доказательства в пользу того, что гиббереллины образуются в листьях и оттуда передвигаются в стебли и корни в обоих направлениях [Чайлахян, 1958д, 1964; Чайлахян, Хлопенкова, 1972; Choinski, Moore, 1979]. В этих же исследованиях весьма определенно показано, что антезины образуются в листьях и оттуда передвигаются во все части растения в обоих направлениях [Чайлахян, Хлопенкова, 1972]. На рис. 243 представлена схема круговорота фитогормонов в растении, в которой сведены данные о местах образования и характере передвижения фитогормонов [Чайлахян, 1980].

Все это ясно показывает, что в процессах обмена веществ, питания, роста и развития растение выступает как единое целое, отдельные части которого находятся в тесной функциональной связи друг с другом.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЦЕЛОСТНОСТИ РАСТЕНИЙ

Изучая системы регуляции и взаимосвязи между частями растения, В. В. Полевой [1982] особо выделяет роль верхушек побега и корня как главных доминирующих центров. По нашему представлению, в развивающемся растении возникающий листовой аппарат становится третьим доминирующим центром, активно участвующим в синтезе и круговороте трофических и гормональных веществ. Взаимодействие между тремя центрами обуславливает целостность растительного организма.

Взаимодействие между отдельными частями растения находится в тесной связи с взаимодействием между растением и условиями внешней среды. Растениям, как и животным, свойственна раздражимость, т. е. способность определенно и целесообразно отвечать на различные внешние воздействия [Чайлахян, 1982].

Представление о раздражимости было разработано в трудах Ч. Дарвина [1880] и И. П. Павлова [1947] и получило дальнейшее развитие в исследованиях К. А. Тимирязева [1936], В. Н. Любименко [1933], И. И. Гунара [1953]. Эти ответные реакции могут сразу возникать во многих частях растения или, начинаясь в воспринимающих (рецепторных) органах, в силу возникших потенциалов в дальнейшем передвигаются в другие части.

Характер ответных реакций на условия внешней среды в ходе процессов генеративного и вегетативного развития поразительным образом совпадает с тем, как осуществляются ответные ростовые реакции при тропизмах растений — геотропизме, фототропизме, детально разобранных Д. И. Ивановским [1925]. Последовательный ход ответных реакций на изменение факторов внешней среды и реакций взаимодействия внутри растения состоит из основных фаз: 1) восприятие внешнего воздействия рецепторным органом (возбуждение), 2) изменение физиологического состояния и возникновение специфических продуктов обмена (раздражение), 3) передвижение этих продуктов в другие органы растения (передача раздражения), 4) изменение физиологического состояния и морфологические изменения в этих органах (реакция). Расчленение ответных реакций растений на эти 4 последовательные фазы является общим законом, характеризующим взаимодействие растений с внешней средой и взаимодействие органов внутри растения. Это утверждение, сделанное нами 30 лет тому назад, сохраняет свое значение и в настоящее время [Чайлахян, 1956б].

Развитие исследований по взаимодействию органов в процессах обмена веществ, питания, роста и развития растений привело к постановке новых задач, связанных с выяснением более конкретной роли отдельных органов в этих процессах. Решение этих задач осуществлялось двояко: как с помощью локального действия физиологическими или химическими факторами на данный орган, остающийся на целом растении, так и путем удаления органа (или части) и выявления его потенциальных способностей в условиях изолированной культуры. Оба эти метода с успехом используются в многочисленных исследованиях по изучению различных сторон жизнедеятельности растений.

Особенное развитие в физиологии растений получили различные тесты в виде изолированных зародышей, семядолей, листьев, корней, стеблей, почек или их отдельных участков, так называемые дифференцированные модели: листовая, корневая, стеблевая и др. [Чайлахян, 1975б].

Однако качественный скачок в поисках наиболее простых модельных систем был сделан с возникновением культуры изолированных растительных тканей и клеток. На первом этапе исследований наиболее важным успехом было использование присущей растительным клеткам регенерационной способности и восстановление или реконструкция из одной клетки целого организма

[Бутенко, 1964; Steward, 1958]. Впервые это было сделано на моркови, когда были изучены условия протекания органогенеза в недифференцированной каллусной ткани в клеточных суспензиях и весь цикл завершался реконструкцией целого растения.

Новый этап в этом направлении начался после открытия условий получения изолированных протопластов и их культивирования, а впоследствии реконструкции целого растения уже не из одной клетки, а из одного протопласта [Cocking, 1972]. Это стало возможным, так как изолированные протопласты растений, полученные в результате ферментативного разрушения клеточных оболочек, способны в инкубационной питательной среде за короткое время регенерировать новые оболочки, т. е. превращаться в клетки, образовывать ткань и переходить к эмбриогенезу и органогенезу.

Культура изолированных протопластов представляет собой уникальную модель для решения многих вопросов физиологии растений, таких, как поступление веществ через мембрану, влияние различных факторов на протопласт, взаимодействия ядра и цитоплазмы в процессах дифференцировки и развития. Вместе с тем эта модель оказалась необычайно перспективной для решения целого ряда задач и в области генетики, в частности, для гибридизации изолированных протопластов, принадлежащих различным видам растений, и получения так называемых соматических, или парасексуальных, гибридов.

Первый межвидовой соматический гибрид был получен Карлсоном с сотр. [Carlson et al., 1972] в результате слияния протопластов изолированных из мезофилльных клеток листьев 2 видов табака *N. glauca* и *N. langsdorfii*; при этом биохимические и морфологические признаки этого гибрида и гибрида, полученного обычным половым путем, оказались идентичными. В Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева Р. Г. Бутенко с сотр. [Бутенко, Кучко, 1979] получили соматический межвидовой гибрид путем слияния изолированных протопластов культурного картофеля *Solanum tuberosum* и дикого картофеля *S. chacoense*. При этом для более точного отбора гибридных протопластов у одного партнера брали окрашенные протопласты из мезофилла листьев, а у другого — бесцветные протопласты из каллусной ткани. Растения полученного соматического гибрида были схожи с растениями полового гибрида между этими двумя видами, они цвели и образовывали клубни.

Мельхерс с сотр. [Melchers et al., 1978] получили уже соматические межродовые гибриды томатов *Lycopersicum esculentum* и картофеля *S. tuberosum* путем слияния протопластов, изолированных из мезофилла листьев томатов, легко различимых по зеленому цвету хлоропластов, и бесцветных протопластов, изолированных из каллусных клеток картофеля. Гибридная природа полученных растений была доказана биохимическим путем и по морфологическим признакам, но сравнительная оценка с настоя-

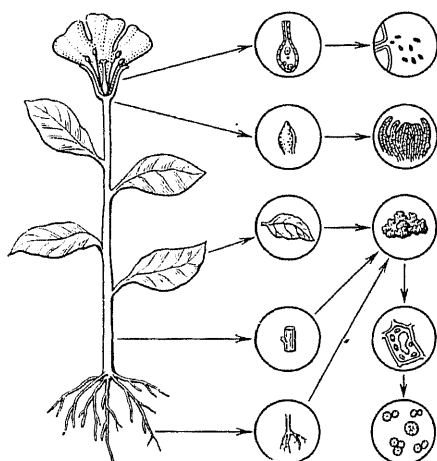


Рис. 244. Дифференцированные модели целостного растения

Справа от растений первый ряд — макромоделли (сверху вниз): почковая, листовая, стеблевая, корневая; микромоделли: в первом ряду изолированная завязь, во втором ряду изолированные микроспоры, апекс, каллус, клетка, протопласты

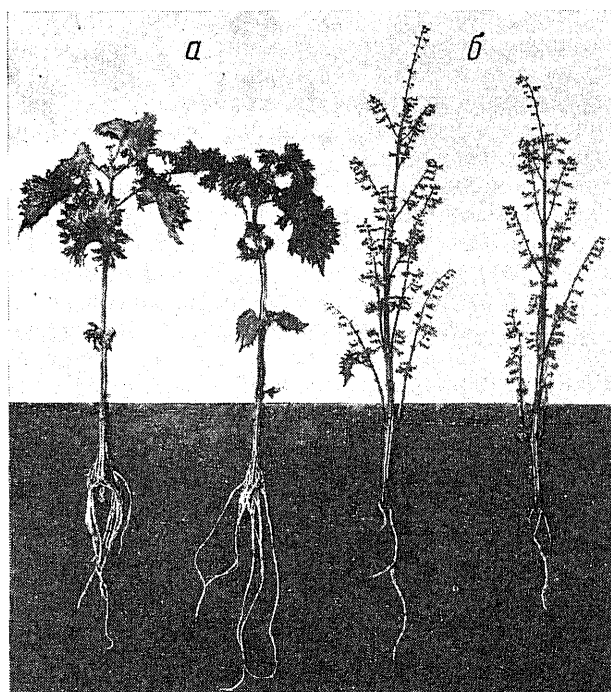


Рис. 245. Взаимоотношение процессов вегетативного роста и генеративного развития у периллы красной

а — верхушечные черенки с растений, находившихся в фазе вегетативного роста, образовали много корней; *б* — черенки однолетних растений, находившихся в фазе цветения, образовали слабые корни

щими половыми гибридами не могла быть сделана, так как такие гибриды половым путем не получаются. Однако растения соматического гибрида томатов и картофеля были далеко не однородны и отличались преобладанием признаков одной из исходных форм. Скрещивая этот гибрид с томатами, Мельхерс с сотр. [Smillie

et al., 1979] получили на одном и том же растении и плоды, и удлиненные клубни.

Наконец, значительный шаг в этом направлении был сделан в совместной работе Ю. А. Глебы (Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР) и Хоффманна (Макс-Планк-Институт генетики, ФРГ), когда в результате гибридизации протопластов из каллусной ткани *Arabidopsis thaliana* и мезофилла листа *Brassica campestris* были выделены клоны гибридных клеток и регенерированы целые гибридные растения, в которых, несмотря на гетерогенность, генетическая информация обоих родителей сохранилась и была активна [Глеба, Хоффманн, 1979]. Таким образом, была впервые осуществлена соматическая гибридизация между видами, относящимися к различным таксономическим трибам, и появились новые гибридные растения «*Arabidobrassica*».

Путь от целого растения к клетке, а затем и к протопласту и обратный путь от протопластов и клетки к целому растению осуществлен в результате огромной экспериментальной работы многих исследователей, в течение которой были выяснены многие закономерности морфогенеза жизнедеятельности растений и ярко проявилось значение сравнительного изучения поведения целого растения с изолированными частями в виде дифференцированных моделей.

На рис. 244 представлена схема целого растения и дифференцированных моделей: макромоделей — изолированной почки, листа, стебля и корня и микромоделей — микроспор, изолированных завязи, каллуса, клеток и протопластов.

В наших исследованиях взаимоотношения между отдельными органами выявились в интегральных процессах генеративного развития и вегетативного роста и размножения, которые во многом являются противоречивыми и даже антагонистичными. Для иллюстрации этих взаимоотношений можно указать на противоречивость процессов цветения и корнеобразования у периллы красной [Чайлахян, 1960a]. Молодые растения, срезанные у корневой шейки в фазе вегетативного роста и помещенные в парник, обильно образовывали корни, тогда как такие же одно-возрастные растения в фазе начала цветения дали очень слабые корни (рис. 245).

ЦЕЛОСТНОСТЬ И ДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫЕ МОДЕЛИ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ

В течение длительного времени исследования процесса цветения были связаны с функцией листа и работа велась на листовой модели цветения растений [Чайлахян, 1936a, б, 1937; Мошков, 1936, 1937]. В дальнейшем внимание было обращено на стеблевые почки и стеблевые сегменты и была разработана стеблевая модель цветения в ее трех формах: апикальной [Lance, 1957; Bernier, 1961; Nougarede et al., 1964; Jacquard, 1964; Nougarede,

1965], почковой [Smith, 1940; Loo, 1946; Kawata, 1957] и каллусной [Skooq, 1955; Chouard, Aghion, 1961]. Наконец, в опытах, показывающих значение корней для формирования стеблей и образования цветков, была разработана корневая модель цветения [Чайлахян, 1950а, 1960б; Went, 1938; De-Ropp, 1946а, b]. Разработка этих моделей привела к существенным сдвигам в методах исследования, и в настоящее время представляется совершенно необходимым проводить изучение процесса цветения растений на основе комплексного применения всех этих моделей, что позволит быстрее и ближе подойти к распознаванию его физиологической природы.

Листовая модель цветения растений возникла в самых первых опытах, которые показали, что у фотопериодически чувствительных видов листья служат органами восприятия фотопериодического воздействия и метаболиты, возникающие при этом воздействии в листьях, передвигаются в стеблевые почки [Чайлахян, 1936а, б, 1937; Мошков, 1936, 1937]. Листовая модель цветения использовалась в опытах с целыми растениями, привитыми, кольцованными, а также с изолированными листьями для выяснения закономерностей цветения коротко- и длинноподневных растений. В основном брали простые модели; на растении оставался только один лист и одна стеблевая почка или побег и изучалось влияние листа на этот побег.

Листовая модель применялась для изучения скорости передвижения меченых ассимилятов к стеблевым почкам из длинно- и короткодневных листьев, которые кратковременно находились в атмосфере радиоактивного $^{14}\text{CO}_2$ [Чайлахян, Бутенко, 1957], а также в опытах по изучению характера транспорта веществ типа антезина и гиббереллинов в растениях периллы красной. Было показано, что вещества этих двух групп существенно отличаются по полярности и путям передвижения в целых растениях [Чайлахян, Хлопенкова, 1972; Чайлахян и др., 1974].

Особое место занимают опыты, проведенные с изолированными листьями. Возможность вызывать зацветание растений в условиях неблагоприятной длины дня путем прививки на них фотопериодически индуцированных листьев была впервые доказана на растениях периллы красной и табака [Чайлахян, 1938а, б; Melchers, Lang, 1941].

В целом с помощью листовой модели исследовались донорно-акцепторные механизмы в регуляции цветения растений. При этом выяснялась роль листа как продуцента трофических и гормональных веществ, стимулирующих цветение в моделях, где сохранялась связь между стеблевой почкой и листом, находящимся на благоприятном фотопериоде. В моделях, где один из листьев находился на благоприятной длине дня, а другой на неблагоприятной длине дня, изучалась роль листа как продуцента веществ, ингибирующих цветение. Наконец, в моделях с использованием растений с двухступенчатой фотопериодической реакцией — длинно-короткодневных и коротко-длинноподневных видов,

у которых одни листья находились на длинном, а другие на коротком дне, изучалась роль листьев в образовании отдельных компонентов биокomпонентного гормонального комплекса флоригена.

Листовая модель была использована во многих исследованиях, касающихся цветения растений. Гормональная концепция цветения растений, выдвинутая нами, была также основана главным образом на экспериментах, в которых значительную роль играла эта модель.

Изучение структурных изменений верхушечных меристем стеблей и их функционирования в онтогенезе представляет большой интерес для понимания процессов перехода растений к цветению. Особое значение при этом имеют выяснение изменений в отдельных зонах апексов и определение роли каждой из этих зон.

Такая апикальная модель использовалась для диагностики того, как влияют длина дня и обработка гиббереллином на дифференциацию апексов, рост и цветение растений рудбекии и периллы — видов, противоположных по фотопериодической реакции [Чайлахян и др., 1969; Миляева и др., 1970б; Гукасян, 1970; Миляева, Чайлахян, 1974].

Как показали данные этих исследований, возникла возможность подойти к их объяснению с позиций гормональной концепции цветения и ее основы — биокomпонентной системы гормонов; гиббереллинов и антезинов.

Локализация действия гормонов цветения в различных зонах апекса — гиббереллинов в медуллярной и антезинов в центральной зоне, в свою очередь, обуславливает последовательную активизацию сначала медуллярной, а затем центральной зон апекса. Это находит в дальнейшем отражение в последовательном двухфазном характере цветения растений: сначала идет образование и рост стеблей, а затем образование цветков.

Наблюдения за развитием центральной почки главного стебля растений в связи с процессом зацветания растений велись в трех направлениях: 1) на почках целых растений, подвергавшихся воздействию различных физических и химических факторов; 2) на почках, срезанных и привитых на другие подвои; 3) на почках, изолированных от растений и культивируемых на синтетических питательных средах в стерильных условиях. Все эти направления исследований собственно и составляют основу того, что может быть названо почковой моделью цветения растений.

В общем плане выявления соотношения целого и части нам хотелось бы указать на значение сопоставления данных, полученных в экспериментах с целыми растениями *in vivo* и в модельных опытах *in vitro*.

Весьма перспективной для изучения физиологической природы регуляции цветения растений явилась каллусная модель цветения, основу которой заложили исследования Скуга [Skoog,

1955] и Агьон-Прат [Aghion-Pratt, 1965] с фотопериодически нейтральным табаком Висконсин 38. В нашей лаборатории каллусная модель цветения была разработана на трех формах табака, главным образом на фотопериодически нейтральном сорте табака Трапезонд [Константинова и др., 1969; Аксенова и др., 1972]. Эта модель дает возможность воспроизвести *in vitro* те явления, которые характерны для растений этого вида *in vivo*: вегетативное и генеративное состояние, выражающееся в образовании каллусами вегетативных или цветочных почек; регулирующее действие интенсивности и качества света, концентрации глюкозы и соотношения фитогормонов в питательной среде на образование цветочных и вегетативных почек.

Роль корней в процессах роста надземных частей — стебля и листьев, а также образовании цветочных органов выявилась в опытах, в которых у проростков и взрослых растений удаляли корни.

Роль корней в фотопериодизме и образовании цветочных органов изучалась в опытах с растениями периллы красной, бриофиллума, капусты абиссинской и рудбекии, принадлежащими к разным группам по характеру фотопериодической реакции [Чайлахян, 1950а, 1951; Чайлахян и др., 1970б].

Выяснилось, что способность к образованию цветочных органов у растений, лишенных корней, связана не с характером фотопериодической реакции, а с наличием или отсутствием стеблей. Растения периллы, бриофиллума и капусты абиссинской были стебельными и без корней оказались способными к цветению на благоприятной длине дня; растения рудбекии были розеточными и без корней оказались неспособными к формированию стеблей и цветению.

Одновременное использование листовой, стеблевой и корневой моделей при изучении процессов цветения растений представляет собой важный этап в выяснении внутренних факторов перехода растений от вегетативного состояния к генеративному развитию. Вместе с тем значительно укрепляется представление о целостности растительных организмов, основанное на взаимодействии органов. Если исследование цветения на основе отдельно взятых листовой, стеблевой и корневой моделей может рассматриваться как тактическая схема, то совместное использование этих моделей — это уже наступление широким фронтом, стратегия науки.

Анализ дифференцированных моделей цветения растений проводился в нашей работе в плане основных физиологических реакций, приводящих к конечному эффекту зацветания растений, и в свете гормональной регуляции цветения. Совершенно очевидно, однако, что в основе всех этих реакций лежит многогранный и сложный комплекс биохимических и биофизических процессов, который определяет само возникновение и передвижение в растениях как пластических, так и регуляторных веществ и тем самым обуславливает взаимодействие между различными частями и органами растений.

ПОЛЯРНОСТЬ И ОРГАНОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ

Растения проходят последовательные фазы онтогенеза во взаимодействии всех своих частей и органов. В основе этого взаимодействия лежит полярность, которая является неотъемлемым свойством органической материи и выражается в морфофизиологических различиях на противоположных концах или сторонах клеток, тканей, органов и всего растения. Одно время сущность полярности видели во внутренней специфической структуре протоплазмы [Vöchting, 1918] или во внутреннем предрасположении. Анализируя явление полярности и приводя собственные наблюдения и экспериментальные данные, Н. П. Кренке [Кренке, 1940] пишет: «Итак, мы вместе с Клебсом [1903], вместе с поддерживающим его К. А. Тимирязевым и рядом других исследователей объясняем явление полярности отнюдь не специфическими структурами клеток, но внутренними коррелятивными отношениями в индивидууме и внешними условиями его развития» (с. 25).

Эти внутренние коррелятивные отношения необычайно ярко проявляются в полярности органообразования у черенков растений. Известен широко вошедший в учебники по физиологии растений пример, показывающий, что во влажной атмосфере черенок, подвешенный в перевернутом состоянии, проявляет полярность, образуя корни сверху в базальной части и распуская почки внизу в апикальной части [Молиш, 1933]. Еще более ярко вскрывается полярность как результат внутренних коррелятивных отношений при анализе поведения определенного участка в середине черенка, который образует корни, если срез приходится ниже этого участка, и распускает стеблевые почки, если срез приходится над ним (рис. 246). Совершенно очевидно, что основу этих внутренних коррелятивных отношений составляют токи веществ — восходящий (акропетальный) и нисходящий (базипетальный), которые возникают вместе с началом жизнедеятельности нового изолированного черенка.

Учение о фитогормонах позволило значительно ближе подойти к выяснению физиолого-биохимической природы явления полярности, так как фитогормоны, в частности гетероауксин и его физиологические аналоги — β -индолилмасляная кислота, α -нафтилуксусная кислота и др., оказались веществами, активно влияющими на усиление нисходящего тока веществ к основаниям черенков и стимулирующими образование и рост корней [Чайлахян, Турецкая, 1942]. Другие фитогормоны, в частности гибберелловая кислота, оказались веществами, активно влияющими на усиление восходящего тока веществ к верхушечным концам черенков и стимулирующими распускание почек и рост побегов [Чайлахян, 1958д]. В наших опытах [Чайлахян и др., 1961] на черенках вишни Владимирской были использованы гормоны обеих групп. В них выяснилась возможность регуляции органообразования в зависимости от применения того или иного веществ-

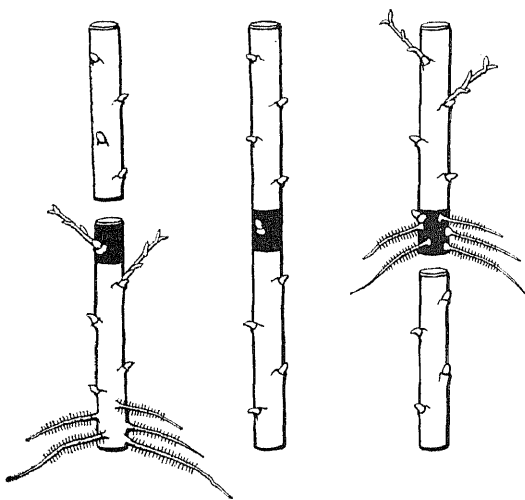


Рис. 246. Полярность и органогенез
Объяснение см. в тексте

лоты, аминокислоты, регуляторные вещества и другие соединения, на характер передвижения которых оказывают влияние как факторы внешней среды, так и внутреннее состояние черенков [Чайлахян и др., 1961; Турецкая, 1961].

Фитогормоны непосредственно не влияют на усиление нисходящего и восходящего токов веществ. Они вызывают интенсификацию ростовых процессов в местах их приложения и тем самым усиливают аттрагирующую способность тканей. Ауксины стимулируют рост клеток в базальных концах черенков, тогда как гиббереллины стимулируют распускание почек в апикальных концах.

Совокупность всех приведенных данных дает нам основание считать, что основным фактором, определяющим органогенез черенков, является их поляризация, основанная на возникновении нисходящего и восходящего токов веществ и зависящая как от эндогенных условий, так и от условий внешних воздействий.

В наших исследованиях [Чайлахян, Саркисова, 1968] на черенках плодовых культур и виноградной лозы было вскрыто значение как внешних воздействий, так и внутренних условий, связанных с генотипом. У черенков виноградной лозы, сравнительно легко укореняемых, поляризация под влиянием ауксина — β -индолмасляной кислоты — происходила весьма интенсивно, хотя и по-разному для разных сортов: медленнее у сорта Ркацител и быстрее у сорта Токун (рис. 248).

Плодовые культуры субтропической зоны Армении по реакции на действие стимуляторов корнеобразования и по способно-

ва: в случае, когда черенки обрабатывали раствором гибберелловой кислоты, на них распускались почки и росли побеги, а образования корней не было; в случае, когда черенки обрабатывали раствором β -индолмасляной кислоты, шло интенсивное образование корней, а почки не распускались и побеги не росли (рис. 247).

Аналитические определения показали, что в составе веществ, передвигающихся в черенках, имеются сахара, органические кис-



Рис. 247. Влияние фитогормонов на органогенез черенков вишни Владимирской

а — контрольные; *б* — обработанные раствором гибберелловой кислоты, интенсивный рост побегов из пазушных почек, корней нет; *в* — обработанные раствором β -индолилмасляной кислоты, интенсивное образование корней, побегов нет

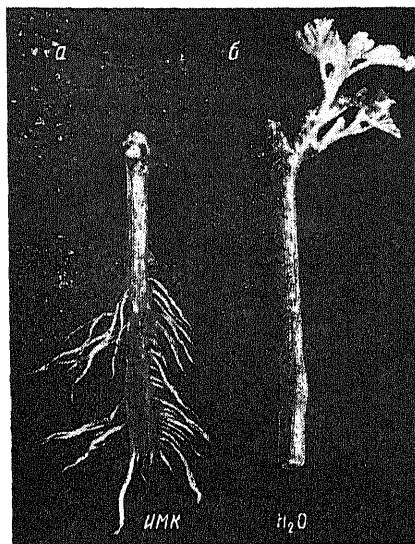


Рис. 248. Полиризация черенков винограда сорта Токун под влиянием β -индолилмасляной кислоты (ИМК)

а — черенок, обработанный ИМК, обильное образование корней, роста побегов нет; *б* — черенок контрольный, обработанный водой, интенсивный рост побега, корней нет

сти к корнеобразованию делятся на 3 группы: 1) относительно легкоукореняемые — айва, карликовая яблоня Маргахндзор; 2) среднеукореняемые — персик, абрикос; 3) трудноукореняемые и неукореняемые — черешня, яблоня, груша. Если у легкоукореняющихся пород полиризация черенков под влиянием стимуляторов осуществляется в такой же мере, как у черенков виноградной лозы (несколько более медленными темпами), то у среднеукореняемых эффект стимуляторов значительно слабее, а у трудноукореняемых он незначителен или его просто нет. При этом наблюдается интересная корреляция: чем больше в черенках эндогенных ингибиторов, тем слабее они реагируют на воздействие стимуляторов роста, а черенки трудноукореняемых пород проявляют в этом отношении полный консерватизм [Чайлахян, Саркисова, 1980].

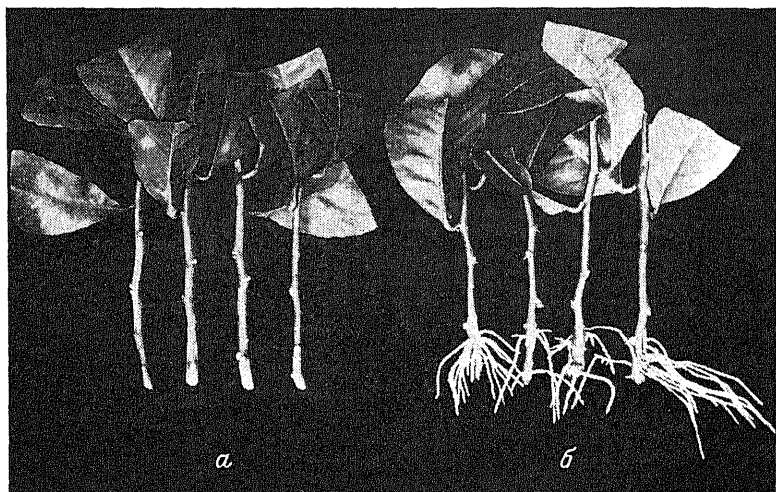


Рис. 249. Преодоление полярности у черенков лимона сорта Новогрузинский при одновременном воздействии фитогормонами и витамином С

Перевернутые черенки лимона: *а* — апикальные концы — верхушки обработаны раствором гетероауксина; *б* — верхушки обработаны раствором гетероауксина и аскорбиновой кислоты, обильное развитие корней

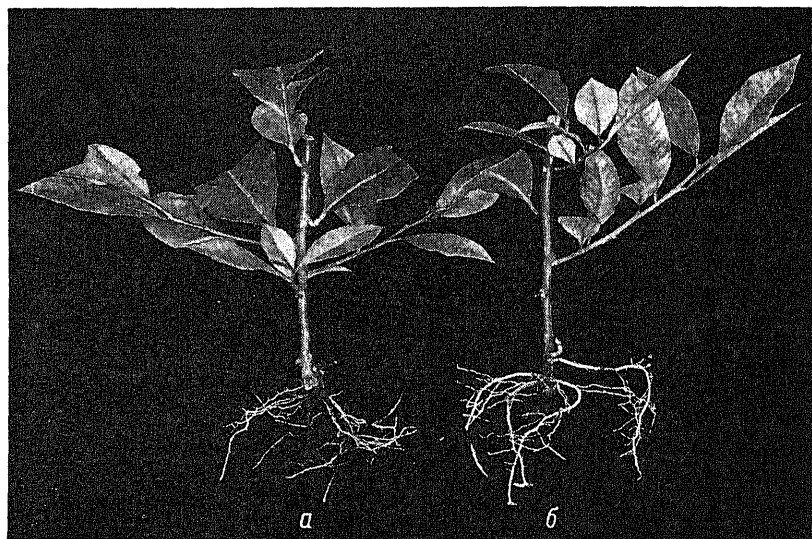


Рис. 250. Растения лимона сорта Новогрузинский из перевернутых черенков после обработки фитогормоном и витаминами

а — черенки обрабатывали раствором гетероауксина и аскорбиновой кислоты; *б* — черенки обрабатывали раствором гетероауксина и тиамина

Сильный эффект фитогормонов на поляризацию черенков и органогенез вызвал к постановке вопроса о преодолении полярности с помощью этих веществ. В наших опытах [Чайлахян, Некрасова, 1954, 1956, 1958] выяснилось, что при обработке апикальных концов перевернутых черенков раствором гетероауксина образования корней на этих концах не было, как и у контрольных. Но если эти апикальные концы обрабатывались смесью гетероауксина с аскорбиновой кислотой или тиаминном, то поляризация черенков наступала достаточно быстро. При горизонтальной экспозиции черенков и обработке их с обоих концов смесью гетероауксина и аскорбиновой кислоты идет образование корней и рост побегов на обоих концах; при полном перевертывании черенков и обработке смесью апикальных концов на них возникают корни, а на базальных концах, обращенных вверх, распускаются и растут побеги (рис. 249).

По-видимому, под влиянием гетероауксина в сочетании с витаминами, этими своеобразными «факторами поляризации», происходит нарушение обычного направления токов веществ, а после среднего равновесного положения наступает экспериментально вызванная поляризация с полным преодолением полярности органообразования.

Часть таких «обманутых» черенков лимона была высажена в почву в вазоны и они росли весьма интенсивно, развивая корневую систему и хорошо облиственные ветви на главном стебле. И вместе с тем они резко отличались от растений, выросших из нормально ориентированных черенков: ветви у них в большинстве случаев росли в горизонтальном направлении и образовались плакучие формы лимона. Но это были не обычные плакучие формы деревьев и кустарников, которые, как известно, представляют собой мутации, возникшие из форм прямостоячих. Это были экспериментально полученные плакучие формы, на которых ясно была видна борьба эндогенной, врожденной полярности с полярностью, навязанной растениям искусственной расстановкой корней и стеблей с помощью фитогормонов и витаминов (рис. 250).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Целостность является основой развития и существования растительных организмов, как и животных. Представление об организме как едином целом — это важнейший принцип изучения живой природы, и каждый исследователь, как бы тщательно он ни изучал какую-то сторону его строения или жизнедеятельности, как бы глубоко он ни проникал в сокровенные загадки жизни на отдельных моделях — органах, тканях, клетках, протопластах и органоидах, обязательно должен найти место своим фактам и догадкам в жизнедеятельности целостного организма.

Приведенные здесь и многие другие факты свидетельствуют о том, что растительный организм является и морфологически, и физиологически целостной системой, что у растений имеются

структурные и физиологические основы для полной координации и взаимодействия частей. Целостность растительного организма возникает из противоречия между процессами дифференциации и специализации отдельных частей и органов растения и процессами интеграции, их взаимодействия, взаимосвязи. Специфичность и своеобразие структуры и метаболизма в отдельных частях и органах растения создают мощные потенциалы для интенсивного обмена веществ и взаимодействия этих отдельных частей в организме как целом. Чем больше отдельные органы и части специализированы, чем более своеобразными являются их структура и функциональная деятельность, тем более усиливается их связь между собой в организме как целом. Яркой иллюстрацией этого положения является тот факт, что целостность животного организма выявлена более ярко, чем у растений: при значительно большей дифференциации и специализации отдельных органов у животных в столь же высокой степени выражена и интеграция, т. е. развитие систем, охватывающих весь организм, таких, как нервно-гуморальная, кровообращения и др., создающих быстрые и многообразные связи. Целостность организма основана не на сходстве и тождественности отдельных его частей, а на их различии и взаимосвязи — таков закон диалектики жизни.

Равным образом различия, наблюдающиеся в структуре и жизнедеятельности различных участков осевых органов — стеблей и корней или метамерных органов — листьев и побегов и определяющие морфофизиологическую разнокачественность растения [Кренке, 1940; Молиш, 1933; Чайлахян, 1954а], не только не нарушают, а, наоборот, усиливают взаимосвязи между этими органами.

Из всего сказанного вытекает, что движущие силы развития растения представляют собой не сумму движущих сил, возникающих отдельно в его частях и органах, а силы, возникающие и действующие в результате противоречивых процессов, охватывающих весь растительный организм в целом [Чайлахян, 1959б].

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЕ ЗАЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Проблема цветения в настоящее время интенсивно изучается в целом ряде лабораторий мира. Вместе с тем, несмотря на достигнутый наукой существенный прогресс в этой области, внутренние механизмы регуляции цветения все еще раскрыты далеко не полностью. Этим, а также большим разнообразием и сложностью регуляции цветения у растений, относящихся к разным экологическим группам, объясняется значительное количество гипотез, в которых делаются попытки обобщить те или иные аспекты перехода растений от вегетативного роста к цветению.

К настоящему времени в литературе имеются различные гипотезы о природе цветения растений. Одни из них рассматривают гормональную регуляцию перехода к репродуктивному развитию, другие касаются значения в этом процессе трофических веществ, в третьих обсуждается участие электрофизиологических импульсов, четвертые оценивают роль генетических факторов в контроле цветения.

ГИПОТЕЗЫ, РАССМАТРИВАЮЩИЕ ГОРМОНАЛЬНУЮ РЕГУЛЯЦИЮ ЦВЕТЕНИЯ

В настоящее время хорошо установлено, что регуляция роста и морфогенеза растений осуществляется при участии системы фитогормонов.

В литературе по гормональной регуляции морфогенеза растений фитогормоны рассматриваются как специализированные высокоактивные вещества, действующие в малых концентрациях, которые образуются в одних органах, передвигаются в другие и служат там для регуляции метаболизма, роста и формирования. Образующийся в листе под влиянием благоприятного фотопериода стимул цветения, передвигающийся в стеблевую почку и приводящий там к изменению формообразовательных процессов, весьма подходит по своей биологической роли под эту характеристику. Как и другие гормоны растений, он не обладает строгой видовой специфичностью своего действия. Подоб-

но другим фитогормонам, он может перемещаться по растению на значительные расстояния без существенной потери своей активности.

На гормональную природу стимула цветения показывают данные о том, что для перехода растения к заложению цветочных органов требуются очень небольшие его количества. Для того чтобы зацвело растение, обладающее фотопериодической реакцией качественного типа, достаточно воздействовать на один лист и даже его часть благоприятной длиной дня, удалив при этом остальную листовую поверхность. Так, перилла и хризантема способны зацвести на индуктивной длине дня при оставлении на растении всего $\frac{1}{2}$ или $\frac{1}{4}$ листа [Чайлахян, 1945в], плевел — $\frac{1}{5}$ листа [Evans, 1960a], дурнишник — при выдерживании 2 см² листовой поверхности в течение 3 сут в условиях короткого дня [Hamner, Bonner, 1938].

На гормональное действие стимула цветения указывает также прямая экспериментальная возможность вызвать зацветание растений в условиях, когда они в норме не цветут, с помощью искусственной обработки веществами гормональной природы. Наиболее известными примерами в этом отношении являются быстрое зацветание розеточных длиннодневных растений в условиях короткого дня под влиянием экзогенных гиббереллинов [Чайлахян, 1958д; Lang, 1956с], раннее зацветание семян хвойных древесных пород под влиянием гибберелловой кислоты [Pharis, 1974], а также преждевременное зацветание растений анапаса при обработке ауксинами и этиленом [Overbeek, 1946].

Гипотезы относительно конкретного состава гормонального стимула цветения растений развиваются в двух направлениях.

Одно из них основывается на представлении, что гормональный стимул цветения специфичен и является комплексом гормональных веществ, выполняющим в растительном организме специализированную функцию регулятора генеративного морфогенеза. Данное направление началось с предположения Сакса [Sachs, 1880] о возможном существовании в растении специальных органообразующих веществ. Эта общая идея развита в концепции [Чайлахян, 1937] о том, что фотопериодический стимул, возникающий в листьях под влиянием индуктивной длины дня, является гормоном цветения, или флоригеном. Дальнейшей разработкой концепции флоригена явилась гипотеза двухкомпонентности и комплементарности гормонов цветения, которые у всех растений представляют собой комплекс типа гиббереллинов и веществ типа антезинов [Чайлахян, 1958г]. Эта гипотеза обоснована и подробно рассмотрена в настоящей книге.

Модификациями концепции флоригена являются предположения Ланга [Lang, 1965] и Карра [Carr, 1967]. Ланг предположил, что гиббереллин представляет собой не один из компонентов, а общий для всех растений предшественник флоригена. Карр высказал мнение, что существуют два последовательно образующихся гормона цветения — флоригены I и II. Флориген I —

прямой гормональный продукт фотопериодического воздействия — возникает в листьях, передается в стеблевые почки и вызывает там образование флоригена II. Последний является стимулом цветения, передающимся от клетки к клетке и вызывающим распространение состояния цветения по растению. Оба эти предположения возникли в связи с необходимостью объяснения частных случаев зацветания отдельных растительных видов и не распространяются на регуляцию цветения, касающуюся всех растений.

Второе направление развития идей о природе гормона цветения основано на представлении, что переход растений к цветению регулируется не специфическими гормонами цветения, а изменением соотношения в растении обычных ростовых гормонов. Основателем этого направления можно считать Н. Г. Холодного [1939], который высказал мысль, что нет надобности предполагать существование специфического гормона цветообразования, так как обычные ростовые гормоны, например ауксины, обладают поливалентностью и достаточно широким спектром действия, чтобы регулировать не только рост и формообразование вегетативных органов, но также рост и формирование цветков. Кроме того, характер действия ростовых гормонов в значительной мере зависит от их концентрации в ткани и от соотношения с другими ростовыми гормонами.

Представление о роли ростовых гормональных факторов в зацветании растений развивает и Эванс [Evans, 1971]. Он считает, что эвокация цветения в стеблевых почках может вызываться взаимодействием и соотношением ряда обычных ростовых гормонов и стимуляторов (ауксины, гиббереллины, цитокинины и др.), а также веществ ингибиторной природы (АБК, различные фенольные соединения и т. д.). При этом у одних видов растений и в одних внешних условиях лимитирующим или избыточным компонентом этой сложной многокомпонентной системы являются одни вещества, а у других видов и в других условиях — другие составные части комплекса. Большая роль в создании в стеблевых почках определенных соотношений регуляторов роста, способствующих вегетативному или же генеративному направлению морфогенеза, отводится градиентам распределения физиологически высокоактивных веществ по растению и их изменениям под влиянием температурного и фотопериодического воздействий. Близкой точки зрения придерживаются также Уордел и Скут [Wardell, Skoog, 1969].

В 1949—1950 гг. [Lona, 1949b; Danffer, 1950] была выдвинута также концепция, в которой основная роль в регуляции цветения отводилась не гормонам, стимулирующим переход к репродуктивному развитию, а специфическим ингибиторам, активно подавляющим цветение в неблагоприятных условиях. Согласно этой концепции, в условиях, неблагоприятных для репродуктивного развития, образуется один или несколько ингибиторов цветения, и это удерживает растение в вегетативном состоянии.

В благоприятных же условиях концентрация ингибиторов падает ниже порогового уровня, в результате чего растение зацветает. Эта концепция является отражением того обстоятельства, что регуляция цветения основана не только на стимуляции цветения, но и на ингибировании [Чайлахян, 1937; Мошков, 1939б; Lang, 1965; Evans, 1969]. Таким образом, эффект гормональной регуляции во всех случаях складывается из одновременного действия стимуляторов и ингибиторов.

Об активном участии ингибирования в фотопериодической регуляции цветения упоминается и в работе Яффе и др. [Jaffe et al., 1986] о выделении природного ингибитора цветения из растений трех короткодневных видов — дурнишника, фарбитис и мари красной. Выделенное вещество было идентифицировано с помощью высокоразрешающих методов газовой хроматографии и масс-спектрометрии и условно названо ВЕНД. Сообщается, что это вещество липоидной природы с 18 углеродными атомами содержит ненасыщенные связи, однако химическое его название в работе не приведено. ВЕНД присутствует в листьях ряда короткодневных и длиннодневных растений, вегетирующих в условиях неблагоприятного фотопериода, но быстро исчезает при воздействии длиной дня, благоприятной для цветения. Опрыскивание раствором ВЕНД растений, принадлежащих к 4 короткодневным, 4 нейтральным и 5 длиннодневным видам, приводило к ингибированию цветения с одновременной стимуляцией вегетативного роста.

Сложность гормональной регуляции цветения, участие в этом процессе ингибиторов, а также разнообразие реакции развития растений у разных биотипов на воздействие экзогенных фитогормонов и факторов внешней среды нашли яркое отражение в модели множественности процессов эвокации цветения, развиваемой Бернье и др. [Bernier et al., 1981]. Согласно этой модели, эвокация представляет собой целый ряд независимо возникших цепей последовательных процессов. Вначале эти цепи могут даже быть и независимыми друг от друга, но затем начинают взаимодействовать между собой и все вместе приводят к эвокации цветения. При этом гормональные и иные внутренние факторы цветения являются множественными и не обязательно одинаковыми для различных видов растений. Схема Бернье, подчеркивая сложность и разнообразие регуляции цветения у разных видов растений, что само по себе является бесспорным, тем не менее не достаточно конкретна и не дает определенных теоретических положений о характерных отличиях в регуляции цветения у растений различных биотипов.

Некоторые исследователи выдвигают представления, в которых решающая роль в контроле цветения отводится регуляторным веществам, отличающимся от фитогормонов. Так, в работах Голлина и др. [Gollin et al., 1984], а также Элберегейма и Дарвилла [1985] в качестве высокоспецифических регуляторов роста, развития и цветения выдвигаются олигосахарины. Олигосахари-

нами названы такие олигосахариды, которые являются фрагментами клеточных стенок растений и обладают регуляторной функцией. При этом различные смеси олигосахаринов высвобождаются из клеточной стенки в результате функционирования разных ферментов. Авторы приводят данные о том, что обычные фитогормоны плеiotропного действия, такие, как ауксины и гиббереллины, являются активаторами ферментов, высвобождающих из клеточной стенки специфичные медиаторы регуляции морфогенеза — олигосахарины.

На модельной системе [Tran Thanh van, Trinh, 1978], представляющей собой тонкослойные эксплантаты эпидермальных слоев табака Висконсин 38, авторам удалось регулировать характер морфогенеза путем добавления в культуральную среду определенных смесей олигосахаринов, выделенных ими из клеток платана. Одна из смесей подавляла у эксплантатов табака формирование цветков и одновременно стимулировала обильное образование вегетативных почек. В присутствии другой смеси эксплантаты, которые без добавления олигосахаринов формировали вегетативные почки, начинали образовывать цветки. Еще одна смесь вызывала обильное корнеобразование.

Опираясь на эти и другие эксперименты, авторы развивают представление о том, что фрагменты клеточной стенки служат регуляторами морфогенеза растений. При этом стенки клеток представляют собой хранилище множества специфичных олигосахаринов, являющихся одним из уровней в иерархии системы гормональной регуляции. Специфичные олигосахарины освобождаются из связанного состояния под влиянием ферментов, синтез и накопление которых индуцированы обычными фитогормонами с более широким спектром действия.

Эти весьма интересные представления хорошо дополняют, но не снижают более общего значения фитогормонов в регуляции цветения высших растений.

ГИПОТЕЗЫ О ЗНАЧЕНИИ ТРОФИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ

Роль трофических (питательных) веществ в регуляции репродуктивного развития растений была выдвинута Г. Клебсом, который развил представление о решающем значении в цветении растений углеводов, образующихся в результате фотосинтеза в листе, и азотсодержащих соединений, поглощаемых корнями. Идея Клебса о значении фотосинтеза и соотношения углеводов и азотных соединений (C/N) оказалась плодотворной, так как выяснилось, что фотопериодизм тесно связан с фотосинтезом, а соотношение C/N применимо для характеристики общей направленности метаболизма: преобладания углеводов для длиннодневных видов и преобладания азотных соединений для короткодневных видов. Стало возможным обобщить те результаты исследований, истоками которых были гипотеза Сакса и теория Клебса, и ут-

вердить значение в зацветании растений как гормональных, так и трофических факторов.

Впоследствии нами было выдвинуто представление о том, что цветение всех однолетних семенных растений происходит в две фазы: 1) фазу образования цветочных стеблей, проходящую при усилении углеводного обмена и повышенном содержании гиббереллинов и ауксинов, и 2) фазу образования цветков, протекающую при усилении обмена азотных соединений и увеличенном уровне содержания веществ типа антезинов [Чайлахян, 1960б, 1964].

Дальнейшие исследования показали, что благоприятное фото-периодическое воздействие, равно как и благоприятное температурное влияние, вызывает у растений необычайно широкий спектр разнообразных изменений метаболизма и содержания трофических веществ. Среди этих изменений оказалось трудным выделить те звенья обмена веществ, которые непосредственно связаны с регуляцией цветения. Это являлось одной из причин меньшего развития теоретических построений о роли трофических факторов в цветении сравнительно с теориями о значении гормональной регуляции генеративного развития.

Среди гипотез, рассматривающих значение в цветении трофических веществ, можно назвать представление о роли пентозо-фосфатного пути (ПФП) метаболизма углеводов, выдвинутое Ж. Ничем и К. Нич [Nitsch J., Nitsch C., 1967]. Они изучали в культуре *in vitro* влияние на флоральный морфогенез сегментов короткодневного растения свинчатки (*Plumbago indica*) и других растений целого ряда различных веществ — сахаров, аминокислот, дериватов, нуклеиновых кислот, фенолов и др. Обобщая результаты собственных исследований и литературные данные, они пришли к выводу, что интенсификация синтеза фенольных соединений [Paulet, 1965], с одной стороны, и синтез нуклеиновых кислот — с другой, являются благоприятными для цветения растений.

Известно, что в ходе ПФП превращения углеводов образуются как соединения, служащие материалом для синтеза нуклеиновых кислот (рибоза, дезоксирибоза, энергия АТФ), так и интермедианты-предшественники шикиматного пути биосинтеза разнообразных фенольных соединений. Отсюда был сделан вывод, что цветению растений способствует интенсификация ПФП метаболизма. К сожалению, в дальнейшем это представление не получило прямого экспериментального развития.

Частичное отражение эти идеи нашли в изучении метаболизма фенолов, полиаминов, феноламинов в связи с зацветанием растений [Tran Thanh van, Trinh, 1978]. Показано, что содержание некоторых полиаминов и феноламинов увеличивается к цветению у нейтрального табака Ксанти [Cabanne et al., 1977]. Накопление этих веществ наблюдалось в верхних листьях и соцветиях, тогда как в листьях вегетирующих растений и в нижних ярусах цветущих растений их содержание оказалось незна-

чительным. Авторы приходят к выводу, что метаболизм полиаминов и фенолов, возможно, играет какую-то важную роль в регуляции цветения растений.

Оригинальную концепцию о роли аскорбиновой кислоты и ее превращений в цветении растений разработал Чиной [Chinoy, 1969]. Сопоставив влияние различных внешних условий и экспериментальных воздействий на цветение и метаболизм большого набора культурных злаков и других растений, Чиной пришел к выводу, что содержание и превращения аскорбиновой кислоты играют первостепенную роль в регуляции метаболизма при переходе от вегетативного роста к репродуктивному развитию. При этом особая роль отводится способности аскорбиновой кислоты к образованию активных комплексов с белками и нуклеопротеидами, к формированию свободнорадикальных соединений. Придается большое значение влиянию этих соединений на метаболизм, клеточные мембраны и общее физиологическое состояние клеток стеблевых меристем при переходе растений к цветению.

Фотопериодическое воздействие, особенно длительная темнота короткодневного цикла, оказывает существенное влияние на метаболизм органических кислот (CAM — carbon acid metabolism) в листьях растений семейства Crassulaceae. Это было особенно четко показано на примере короткодневного растения *Kalanchoe blossfeldiana*, в листьях которого в условиях короткого дня объем темновой фиксации CO_2 существенно выше, чем в условиях длинного дня. Вначале делались предположения, что темновая фиксация CO_2 у этого и других растений семейства толстянковых является частью механизма фотопериодической индукции цветения [Sen, Leopold, 1956]. Последующие исследования показали, что оба процесса — и цветение, и темновая фиксация CO_2 — являются параллельным результатом действия на растение фотопериодического цикла. Однако, ввиду того, что кинетика влияния длины дня на CAM и на цветение весьма сходна, были представлены общие схемы фотопериодизма с участием метаболизма органических кислот.

В этих схемах предполагается влияние света и темноты фотопериодического цикла на фитохром. Фотообратимые изменения фитохрома оказывают влияние на эндогенную ритмичность растений, изменение которой, в свою очередь, влияет на метаболизм, в том числе на CAM, и как следствие — на морфогенез и цветение растений [Queiroz, 1974; Vince-Prue, 1979].

Ряд исследователей подчеркивают также положение о том, что не только синтез, но и отток образовавшихся питательных веществ из листьев, а также распределение этих веществ между вегетативными и цветочными почками согласно их аттрагирующей способности являются важными факторами в эвокации цветения [Цыбулько, 1963, 1972; Sachs, 1978]. Можно полагать, что это представление соответствует действительному положению вещей, так как гормональная индукция цветения должна приводить к

увеличению аттрагирующей способности стеблевых почек, что, в свою очередь, приводит к интенсификации притока трофических веществ к этим почкам.

В целом с предположением о том, что стимул цветения является суммой питательных веществ или определенным соотношением метаболитов, нельзя согласиться, так как с ним трудно согласовать высокую специфичность регуляторного действия фотопериодов на зацветание растений. Гипотеза о метаболитном характере стимула не соответствует также результатам опытов, в которых на индуктивной длине дня выдерживали листья, изолированные от растения. Эти листья, привитые затем к вегетирующему растению, вызвали зацветание последнего уже в условиях неблагоприятной длины дня [Чайлахян, 1958б; Мошков, 1961; Lona, 1949b; Zeevaart, 1957]. Эти опыты указывают на относительную стабильность стимула цветения и на сохраняемость его физиологической активности при последующем пребывании листа в изменившихся фотопериодических условиях. Какое-либо специфическое соотношение обмена веществ растения вряд ли способно к такой устойчивости.

Вместе с тем следует подчеркнуть, что вещества трофического характера играют существенную роль в общей системе регуляции цветения растений. Это показывают многочисленные экспериментальные данные, приведенные в настоящей книге. Необходимо учитывать, что между питательными веществами и физиологически активными соединениями существует тесная связь, поскольку они являются звеньями общего обмена веществ. При любых условиях внешней среды в тканях растений длиннодневных, короткодневных и нейтральных видов имеются все метаболиты, необходимые для зацветания, однако оно наступает лишь в тех случаях, когда их содержание и интенсивность обмена достигают известного уровня.

Определяющую роль при этом играют не обычные промежуточные, а специализированные конечные продукты метаболизма — гиббереллины и вещества типа антезинов.

ГИПОТЕЗЫ ОБ УЧАСТИИ ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИМПУЛЬСОВ, МЕМБРАННЫХ ПРОЦЕССОВ И КОМПЛЕКСНЫХ МОДЕЛЕЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ В РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ

Хотя растительные организмы не имеют дифференцированной нервной системы, у них наблюдаются определенные виды электрофизиологической активности. К ним относятся медленно изменяющиеся (стационарные) электропотенциалы, возникающие между различными частями растения и обусловленные активностью и характером метаболизма этих частей; потенциалы повреждения, когда поврежденный участок заряжен более отрица-

тельно по сравнению с другими частями; быстро распространяющиеся потенциалы действия, появляющиеся в ответ на определенные раздражения и ярко проявляющиеся у чувствительных растений типа венеричной мухоловки и мимозы.

Начало исследований электрофизиологических явлений растительного организма в СССР было положено И. И. Гунаром [1953]. Подробное изучение распространяющегося возбуждения и функциональной активности проводящих тканей высших растений проведено В. А. Опритовым [1977]. Постепенно выяснилось, что электрофизиологические взаимодействия тканей и органов играют существенную роль в координации функциональной активности целого растения. Было установлено влияние распространяющегося возбуждения на фотосинтез, дыхание, рост и другие жизненные процессы [Беликов и др., 1962]. Показано, что распространяющиеся потенциалы действия могут играть роль своеобразных передатчиков физиологической информации по тканям растения. Например, потенциал действия участвует в быстром перенесении сигнала через ткани столбика к завязям при попадании фертильной пыльцы на рыльце цветка петунии, причем завязь, в свою очередь, отвечает на этот сигнал изменением метаболизма [Синюхин, Бритиков, 1970]. Наконец, показано, что растения отвечают четким изменением своей электрофизиологической активности на изменение внешней среды. Особенно сильную реакцию вызывает свет — освещение ранее затемненных листьев, которое индуцирует развитие характерной светотемновой электрофизиологической реакции.

В связи со сказанным закономерен вопрос о роли биофизических сигналов типа электроимпульсов в регуляции цветения.

Непосредственно сам стимул цветения, формирующийся в листьях под влиянием благоприятного фотопериода, перемещающийся в стеблевую почку и вызывающий там дифференциацию цветков, вряд ли является электрофизиологическим импульсом.

Этому предположению не соответствует ряд свойств стимула цветения, прежде всего низкая скорость его передвижения по растению. Найденная в опытах с дефолиацией величина скорости передвижения стимула цветения находится в пределах от примерной скорости передвижения ассимилятов до скорости, соответствующей примерной скорости передвижения гормонов по растению [Чайлахян, Бутенко, 1957; Lang, 1965].

Наивысшая скорость передвижения по растению стимула цветения была найдена у короткодневного растения голубой ипомеи [Takeba, Takimoto, 1966] и составляла 24—37 см/ч, тогда как волна потенциала действия распространяется по растению со средней скоростью около 360 см/ч.

Вместе с тем вполне вероятно, что электрофизиологические изменения, происходящие в зеленой ткани листа на свету и в темноте, являются важной составной частью регуляции как общего метаболизма, так и более специфичного процесса образования гормональных компонентов, необходимых для цветения.

Действительно, первостепенную роль в электрофизиологических явлениях у растений (как и у животных) играют клеточные и внутриклеточные мембраны. Изменение их заряда является прямым отражением важнейших физиолого-биохимических процессов, связанных с состоянием и активностью ферментных комплексов, аккумуляцией и трансформацией энергии и, что особенно важно, с акцептированием фитогормонов и осуществлением их регуляторной функции [Полевой, 1982]. Показана также локализация фитохрома в клеточных мембранах у некоторых растений, его быстрые конформационные изменения под влиянием освещения красным светом и связь этих изменений с общими свойствами мембран.

В связи с этим было разработано несколько интегральных схем, связывающих воедино действие фотопериода или же красного и дальнего красного света на мембранные процессы, на энергетику, метаболизм, биосинтез гормональных регуляторов и в конечном счете на морфогенез. Кроме того, компонентами этих схем выступают фитохром, как фоторецептор в явлениях фотоморфогенеза и фотопериодизма, а также эндогенный циркадный ритм как биологический измеритель времени (биологические часы).

К таким построениям относится, например, общая схема биохимического и электрофизического взаимодействия органов в регуляции развития растений, предложенная Грeппином и др. [Grepin, Horowitz, 1975]. Изучая разницу электропотенциалов между листьями, с одной стороны, и стеблями и корнями — с другой, они обнаружили, что изменение потенциала в листьях, происходящее при освещении, передается и другим органам. Эти исследователи предположили, что важным фактором взаимодействия органов и коррелятивного изменения метаболизма, роста и морфогенеза в развивающемся растении являются изменения электропотенциалов, а также связанных с ними мембранных процессов и энергоснабжения метаболизма.

На основании изучения ряда процессов, происходящих в листьях шпината под влиянием длины дня, Грeппин и др. [Grepin et al., 1978] предположили, что вегетативное и флоральное состояния растений резко различаются между собой по физико-химическим свойствам клеток и особенностям их мембранно-коллоидных структур. При этом имеются два устойчивых положения метаболизма и структуры: одно, свойственное вегетативному состоянию растений, и другое, характерное для репродуктивного состояния. Циркадные изменения энтропии, а также физико-химических и электрофизиологических свойств клеток в сочетании с влиянием внешних условий, таких, как длина дня и температура, приводят к переходу всей живой системы из вегетативного состояния в новое устойчивое положение, характерное для репродуктивного растения.

Другим примером комплексных построений может служить схема Вагнера и Камминга [Wagner, Cumming, 1970; Wagner,

1977], которая показывает участие мембранных процессов, энергетического метаболизма и эндогенных ритмов в фотоморфогенезе и в регуляции онтогенеза.

Общие представления о возможностях участия мембранных процессов, а также изменений энергетической загрузки метаболических систем на свету и в темноте в контроле морфогенеза, в особенности в переходе растений к цветению, развиваются Саксом [Sachs, 1978]. Важная роль в этой схеме принадлежит ферменту аденилат-киназе, участвующему в превращениях $ADP \rightarrow ATP$ и в регуляции энергетического снабжения различных эндогенных процессов, идущих с затратой энергии, в том числе процессов роста и развития. Сакс считает особенно важным, что изменение электропотенциала в листьях, происходящее под действием освещения, зависит от процесса фотосинтеза, который играет существенную роль в листовой фазе фотопериодизма. Им развивается идея о связи между распределением и использованием энергии, запасенной в ходе фотосинтеза, и характером морфогенеза стеблевой почки. В этом распределении большая роль отводится взаимодействию органов, являющихся источником энергии, и органов-потребителей, т. е. донорно-акцепторным связям растения. Эти связи, в свою очередь, меняются в зависимости от возраста и физиологического состояния растения и, возможно, обуславливают возрастную регуляцию цветения.

Все эти построения уделяют определенное место электрофизиологическим и мембранным процессам в общей интегрированной системе регуляции морфогенеза. Хотя в целом приведенные гипотезы еще не приобрели необходимой конкретности, они представляют большой интерес, так как в них делаются попытки связать воедино сложные и разнообразные процессы жизнедеятельности и найти их место в регуляции роста, морфогенеза и цветения. При этом рассмотрение проводится с позиций современных представлений и теорий и с использованием современного уровня физиологии и биохимии растений.

РОЛЬ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В КОНТРОЛЕ ЦВЕТЕНИЯ

Все основные свойства индивидуального развития — общий ход онтогенеза, последовательность возрастных и морфофизиологических этапов, характер приспособительных реакций развития — являются наследуемыми признаками и воспроизводятся из поколения в поколение. Характер цветения и особенности его регуляции у растений с разными биотипами развития также имеют твердую наследственную основу, следовательно, эти признаки генетически закодированы в структуре или же в организации молекул ДНК клеточного ядра. Ясно также, что генетический контроль регуляции цветения является особенно сложным, так как он неизбежно должен отражать адаптацию развития разных растительных видов к различным экологическим нишам.

Исследования генетических факторов цветения развивались в двух направлениях: по пути биохимического анализа ДНК, РНК и белка (в комбинации с воздействием ингибиторами и интермедиантами метаболизма этих соединений) и по пути генетического анализа гибридов, полученных от скрещивания близких линий, различающихся лишь по определенным генам и одновременно имеющих различную реакцию цветения на то или иное фотопериодическое или температурное воздействие. Результаты исследований как при первом, так и при втором подходах интерпретируются обычно с позиций существующих теорий регуляции генной активности.

Наиболее популярной теорией регуляции активности генов является опероновая теория Жакоба и Моно, разработанная ими в 1961—1964 гг. на микроорганизмах. Логичность и лабильность предложенного принципа генной регуляции дают возможность формального описания последовательности включения одних и выключения других локусов не только у прокариотов, но и у эукариотов в процессе их дифференциации и в онтогенезе.

Результаты молекулярно-биохимических подходов к выяснению участия цепи ДНК—РНК—белок в регуляции цветения были отчасти освещены ранее при рассмотрении эвокации цветения. На основании этих результатов с привлечением схемы Жакоба и Моно было разработано несколько формальных построений в отношении фотопериодической индукции цветения. При этом в них отдельно рассматриваются процессы в листьях и стеблевых почках [Аксенова, 1972].

Гормональная регуляция перехода почек от вегетативного морфогенеза к флоральному чаще всего также рассматривается как регуляция, осуществляемая на генном уровне. Согласно общим представлениям, выдвинутым Боннером [Bonner, 1965], гормон цветения, попадая в соответствующие клетки апикальной меристемы, приводит там к депрессии «флоральных» генов, к их транскрипции и к синтезу ферментов, необходимых для развития репродуктивных органов. Кроме того, возможно, что этот процесс сопровождается блокировкой группы генов, составляющих генетическую программу вегетативного морфогенеза. Это общее представление дополняется несколькими формальными схемами, которые детализируют последовательность и взаимосвязь включения и выключения очередных генетических подпрограмм морфогенеза в каждой из зон апекса после появления там гормональных регуляторов цветения [Neslop-Harrison, 1963].

Механизм действия благоприятного фотопериода на лист можно предположительно объяснить двумя различными способами [Чайлахян, 1956а; Мошков, 1961].

Во-первых, можно считать, что флориген или его компоненты образуются в листе непосредственно как продукты цепи световых и темновых реакций фотопериодизма, подобно тому как продукты фотосинтеза образуются в результате завершения фотохимических и ферментативных ступеней фотосинтетического процесса.

Такой биосинтез хотя и составляет первую фазу общего процесса индукции цветения, но сам по себе не связан с какой-либо сохраняющейся (или имеющей инерционность) перестройкой биосинтетических систем реагирующего листа.

Во-вторых, возможно, что в результате фотопериодического воздействия подвергается изменению сам ферментный аппарат листа, связанный с биосинтезом специализированных регуляторных веществ.

Пока нет прямых доказательств в пользу того или другого объяснения, тем не менее разработан ряд построений, связывающих фотопериодическую индукцию биосинтеза гормонов цветения в листе с новообразованием соответствующих ферментных систем. Эти предположения в сумме сводятся к следующему [Hess, 1961; Ross, 1970; Wellensiek, 1976]. В листьях растений, растущих на неиндуктивном фотопериоде, нет готовой ферментной системы, необходимой для синтеза гормонов цветения. Формирование этой системы происходит в процессе фотопериодической индукции. В индуктивных условиях, в результате осуществления световых и темновых реакций фотопериодизма, в листовой ткани происходит преобразование внешнего фотопериодического воздействия в такой химический или физический сигнал, который вызывает депрессию ранее блокированных гормональных регуляторов цветения в листе. На этом листовая фаза индукции завершается, а вновь синтезированная в листе ферментная система биосинтеза регуляторов цветения может теперь функционировать в условиях любой длины дня. Другие исследователи, признавая трудную обратимость и длительную сохраняемость изменений биосинтетических систем листа, возникающих в результате фотопериодической индукции, тем не менее вполне справедливо подчеркивают преждевременность утверждения о прямом участии цепи ДНК—РНК—белок в этих изменениях и необходимость проведения дальнейших исследований в этом направлении.

Велленсик [Wellensiek, 1976], суммируя и обобщая результаты опытов по генетическому анализу процесса цветения, выделяет по крайней мере 5 групп генов, участвующих в регуляции цветения.

1. Гены, ответственные за синтез гормона (или гормонов) цветения.

2. Гены стабильной блокировки цветения. Специфические гены синтеза гормонов цветения существуют не только у цветущих, но и у вегетирующих растений. Однако в них эти гены не активны, так как, вероятно, находятся в блокированном состоянии.

3. Гены скорости деблокирования генов синтеза гормонов цветения. Известно, что с помощью изменения внешних условий можно количественно регулировать скорость развития растений. Можно предположить, что действие внешних факторов состоит в деблокировании блокированных ранее генов синтеза гормонов цветения. Опыты с воздействием длины дня и температуры на

развитие разных генетических линий длиннодневного растения смолевки привели Велленсика к выводу, что можно предполагать существование генных локусов, контролирующих скорость деблокирования генов синтеза гормонов цветения.

4. Ингибиторные гены. Кроме факторов стабильной блокировки цветения, у некоторых растений показано наличие способных к передвижению лабильных ингибиторов, например, таких, которые синтезируются в листьях под влиянием условий неблагоприятного фотопериода. Велленсик считает очень вероятным существование генов, контролирующих синтез таких подвижных ингибиторов.

5. Флоральные гены, или гены цветения. Флоральные гены ответственны за всю структурную программу процессов эвокации и формирования цветочных зачатков в клетках стеблевого апекса. Эти гены находятся в вегетирующих растениях в заблокированном состоянии, затем они деблокируются с помощью гормонов цветения и вызывают зацветание растений. Гены цветения были постулированы Зевартом [Zeevaart, 1963, 1978].

В целом эксперименты по генетике регуляции цветения с несомненностью показали, что процесс цветения запрограммирован и организован внутри наследственного материала растений.

ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ЗНАЧЕНИИ КОРРЕЛЯТИВНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ

Все изменения в метаболизме и передвижении веществ, участвующих в регуляции цветения растений, связаны с формообразованием и происходят в органах, взаимодействующих между собой [Чайлахян, 1955в].

После того как было доказано, что у фотопериодически чувствительных видов органами, воспринимающими фотопериодическое воздействие, являются листья, а ответная реакция происходит в стеблевых почках, стало возможным разграничение фотопериодического процесса, приводящего к цветению, на две фазы: листовую, или собственно фотопериодическую индукцию, и стеблевую, или эвокацию цветения.

Первостепенное значение целостности растительного организма в регуляции цветения показано в целом ряде работ, в которых изучались коррелятивные взаимодействия у вегетирующих и цветущих растений. Подробное рассмотрение характера и взаимодействия процессов, происходящих в разных органах целостного организма, и участия этих процессов в регуляции цветения растений было рассмотрено в гл. XIX. Здесь же дополнительно отметим лишь несколько работ, выполненных в последнее время.

Своеобразная гипотеза о характере и роли в цветении дальнедистанционных взаимодействий, т. е. корреляций между различными органами — листьями, корнями и стеблевыми почками, развивается Мильбурном и Циммерманом [Milburn, Zimmerman,

1977]. Особое значение в этой гипотезе придается флоэме как проводящему пути, связывающему воедино эти органы, а также передаче по флоэме импульсов корневого давления, изменяющегося в результате фотопериодического воздействия.

В последние годы большое внимание уделяется рассмотрению значения дальнедистанционных взаимодействий между корнями растений и их стеблевыми почками. В этом взаимодействии роль корней особенно важна в двух отношениях. Во-первых, корни являются местом синтеза некоторых фитогормонов, например цитокининов, которые могут вносить определенный вклад в гормональную регуляцию цветения. Во-вторых, они рассматриваются как аттрагирующие центры ассимилятов и в этом отношении они могут оказаться в конкурентных взаимоотношениях со стеблевыми почками развивающегося растения. При этом как в уже упоминавшейся ранее работе Мижиньяка [Miginiac, 1978], посвященной выяснению роли корней в регуляции цветения растений с фотопериодической реакцией количественного типа, так и в работах Мак Даниеля [McDaniel, 1980], касающихся взаимоотношений корневой системы и цветения у фотопериодически нейтрального табака, было отмечено более или менее выраженное задерживающее влияние корневой системы на зацветание растений.

Результаты исследований, проведенных с многолетними растениями, свидетельствуют о некотором значении апикальной доминантности в контроле цветения, причем все воздействия, усиливающие апикальное доминирование, способствуют вегетативному росту, а воздействия, ослабляющие апикальное доминирование, способствуют цветению. Это было показано на многолетнем растении *Geum urbanum* [Chouard, Tran Thanh Van, 1970] у черной смородины [Nasr, Wareing, 1961] и других видов. Однако одного только снятия апикальной доминантности было еще далеко недостаточно для индукции цветения, и, значит, в этих опытах речь идет не о качественном, а лишь о небольшом количественном влиянии апикального доминирования на цветение.

Ближнедистанционные взаимодействия, т. е. взаимодействия групп клеток и зачатков органов в одной меристеме, рассмотрены в работах Крекуле и его сотрудников [Крекуле и др., 1984] на примере короткодневного растения мари красной. В этих работах выявлено два типа коррелятивных взаимоотношений, важных для стимуляции вегетативного или же флорального направлений морфогенеза. Одно из них — это взаимодействие листового зачатка и зачатка пазушной почки. При этом наблюдалась обратная корреляция между ростом листового зачатка и инициацией цветочного морфогенеза. Другое — взаимодействие между ростом латеральных бугорков и центральным конусом нарастания стеблевой почки. Выяснилось, что снятие апикальной доминантности и коррелятивное усиление формирования латеральных почек является первым признаком и необходимой ступенью перехода меристемы к генеративному морфогенезу. Эту же точку зрения на значение ближнедистанционных корреляций в стеблевой почке в

регуляции ее морфогенеза разделяют Бернье и др. [Bernier et al., 1981].

Все эти представления отражают и конкретизируют тот несомненный факт, что при переходе к цветению высшее растение выступает как морфогенетически и физиологически целостный организм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные представления о регуляции цветения базируются на явлениях, открытых еще в начале века, — фотопериодической реакции цветения растений, температурной регуляции развития, общих закономерностях биологических ритмов, фотообратимости фитохромных реакций. Представления о цветообразующих факторах Сакса, теории гормональной регуляции роста Холодного и Вента, а также гипотеза о значении трофических факторов, таких, как углеводы и азотсодержащие вещества, выдвинутая Клебсом, органически вошли в современные представления о регуляции цветения.

Вместе с тем по мере развития науки и совершенствования методов исследования все более ясно выявляются сложность и комплексность регуляции генеративного развития. Известно, что рост и развитие растений — процессы интегральные и, пожалуй, наиболее сложными являются процесс цветения растений, а также системы, его регулирующие.

До сих пор еще нет полной и исчерпывающей расшифровки механизмов регуляции цветения растений, однако на этом пути уже достигнут известный прогресс. Современные гипотезы регуляции цветения растений строятся с учетом последних достижений в области молекулярной биологии, генетики, биохимии и физиологии растений, таких, как выявление взаимосвязи и значения структуры и функции клеточных мембран, закономерностей симпластных связей, механизмов регуляции энергетики метаболизма и других. При этом все более отчетливо и ясно выявляется тот факт, что в основе регуляции цветения лежит тесная взаимосвязь генетических, гормональных и трофических факторов развития. Несомненна также роль целостности развивающегося организма и взаимодействия всех его органов в общей системе регуляции цветения растений.

Весьма важным для общего понимания закономерностей регуляции цветения представляется также выяснение тех конкретных различий в механизмах развития растений разных биотипов, которые сложились эволюционно и носят ярко выраженный адаптационный характер. Эти различия пока еще не нашли удовлетворительного объяснения на основе современных представлений физиологии, биохимии и генетики растений.

ТЕОРИЯ И ПРАКТИКА ПРИМЕНЕНИЯ ФИТОГОРМОНОВ И РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА И РАЗВИТИЯ В СЕЛЬСКОМ ХОЗЯЙСТВЕ

В 1880 г. вышла книга Чарльза Дарвина [1880] «Способность к движению у растений», в которой он впервые установил, что в верхушках проростков овса и канареечной травы при одностороннем падении на них лучей света образуется какое-то вещество роста, которое, передвигаясь к основанию проростка, вызывает его неравномерный рост и изгибы в сторону света, т. е. вещество, регулирующее рост проростков. Однако понадобилось еще полвека исследований, прежде чем были созданы теоретические и экспериментальные основы науки о регуляторах роста, увенчавшиеся созданием гормональной теории тропизмов и роста Н. Г. Холодного [1928] и Вента [Went, 1928] и распознаванием Кеглем [1936] и Хааген-Смитом и др. [Haagen-Smith et al., 1946] природы того таинственного вещества, передвижение которого наблюдал в проростках Чарльз Дарвин более 100 лет тому назад. Это вещество было определено как гетероауксин, и он стал первым фитогормоном. Позже этилен, открытый Нелюбовым [1913], был отнесен к гормональным факторам, а затем были открыты гиббереллины, цитокинины и абсцизины.

Фитогормоны — вещества, свойственные растениям, однако вскоре были обнаружены синтетические аналоги ауксинов, цитокининов и этиленпродуценты, а после открытия ретардантов и других синтетических препаратов, регулирующих рост растений, стало очевидным, что учение о фитогормонах не только получило свое дальнейшее развитие, но и переросло в учение о регуляторах роста и развития, оставаясь его могучим фундаментом.

ФИТОГОРМОНЫ, РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА И ФИТОТЕХНИКА

Открытие регуляторов роста, распознавание их химической природы и поразительного действия на растения представляют собой одну из увлекательных областей биологии, тем более что многие регуляторы в настоящее время находят применение в сельском хозяйстве.

В настоящее время все регуляторы роста объединяются в 3 большие группы.

I. Фитогормоны — стимуляторы роста: ауксины, гиббереллины, цитокинины, их синтетические аналоги.

II. Фитогормоны — ингибиторы роста: этилен, абсцизовая кислота, их синтетические аналоги.

III. Негормональные факторы — стимуляторы и ингибиторы роста: эндогенные — фенолы, кумарин, витамины; экзогенные — ретарданты, морфактины и др.

Фитогормоны, стимулирующие рост, и фитогормоны, ингибирующие рост, обладают общими свойствами: они образуются в растениях в малых дозах, легко передвигаются из одной части в другую и вызывают большой формообразовательный и метаболический эффект. Негормональные регуляторы совокупностью этих свойств не обладают, но для них также характерна способность в малых количествах вызывать большой эффект. В связи с этим определение их содержания в растениях производится не только химическими, но и чувствительными биологическими методами, а введение в растения осуществляется преимущественно путем обработки надземных зеленых частей, семян и органов вегетативного размножения.

В процессах роста и развития растений выявлены определенные закономерности действия регуляторов: 1) специфичность действия, обусловленная различием химической природы и функциональной роли, 2) зависимость действия от количества вещества, которая выражается не только в количественном эффекте, но и в направленности, при низких концентрациях вещества происходит стимуляция роста, при средних — торможение и при высоких — полная задержка ростовых процессов; 3) комплементарность действия, когда эффект извне вводимых регуляторов зависит от наличия в растениях собственных природных регуляторов; 4) комплексность действия, обнаруживаемая при одновременном влиянии разных регуляторов роста на один и тот же процесс и приводящая к явлениям доминирования, синергизма и антагонизма; 5) поливалентность действия на различные процессы роста и развития [Чайлахян, 1969, 1982а, в].

Проявление этих закономерностей отчетливо выступает при рассмотрении отдельных групп регуляторов роста. Поскольку, однако, рассматриваются не только роль регуляторов роста в жизнедеятельности растений, но и их использование в практике сельского хозяйства, следует сказать еще об одной важной закономерности: применение регуляторов роста дает положительный эффект только на фоне хорошей агротехники, когда растения обеспечены водой, питанием и всеми условиями, которые необходимы для возделывания культурных растений.

Регуляторы роста растений — это природные и синтетические органические соединения, которые в малых количествах вызывают большие изменения в процессах роста и развития, т. е. осуществляют их регуляцию. Специфической особенностью регуляторов

роста является их способность влиять на такие процессы, которые не могут регулироваться обычными агротехническими способами возделывания растений, такими, как орошение, применение удобрений и другие.

Фитотехника — это совокупность способов воздействия регуляторами роста непосредственно на растения. И если раньше к ней относили приемы, связанные с прививками, формированием кроны, кольцеванием, пасынкованием растений, то ныне она расширилась и охватывает всю химическую регуляцию роста и развития растений. Учение о фитогормонах и регуляторах роста и развития стало верным ориентиром, позволяющим разбираться во все возрастающей массе экспериментального материала и правильно оценить значение тех или иных соединений [Чайлахян, 1983].

За последние 30 лет бурное развитие получило применение препаратов, регулирующих рост и развитие растений, в различных областях сельского хозяйства. Никелл [1984] насчитывает 175 препаратов, применяемых с различным эффектом для регуляции 20 различных физиологических процессов в растениях.

Регуляторам роста и развития растений посвящен ряд обзоров, где даются подробные характеристики отдельных групп регуляторов и возможности их применения в сельском хозяйстве, на древесных и декоративных растениях [Гамбург и др., 1979; Баскаков, Шаповалов, 1982; Гэлстон и др., 1983; Гринченко, 1983; Муромцев, Агнестикова, 1984; Уоринг, Филиппс, 1984; Рункова, 1985; Кефели, Прусакова, 1985].

АУКСИНЫ

История открытия ауксинов началась с кропотливых и тонких исследований, когда ученые в темных камерах при слабом красном свете проводили хирургические операции над маленькими проростками — колеоптилями овса, пшеницы и кукурузы, давали им различную ориентировку по отношению к силе земного тяготения, освещали их источниками света разного качества и интенсивности или, наконец, просто оставляли их в темноте. Это была проверка и изучение феномена Чарльза Дарвина. Эти исследования закончились рождением гормональной теории роста и тропизмов и созданием учения о фитогормонах растений в 1928 г., основоположниками которого явились советский ученый Н. Г. Холодный [Холодный, 1957] и голландский ученый Ф. Вент [Went, Thimann, 1937]. Несколько позднее была раскрыта химическая природа таинственного вещества роста растений — им оказался гетероауксин, или β -индолилуксусная кислота (ИУК), являющийся ауксином и постоянным спутником всех живых клеток [Кегль, 1936; Haagem-Smith et al., 1946]. Помимо ИУК в растениях были обнаружены другие индольные соединения, обладающие ауксиновой активностью, которые вместе с ИУК и составили первую группу фитогормонов — ауксинов. Химическая структура ИУК была давно известна химикам, и это побудило их к синтезу

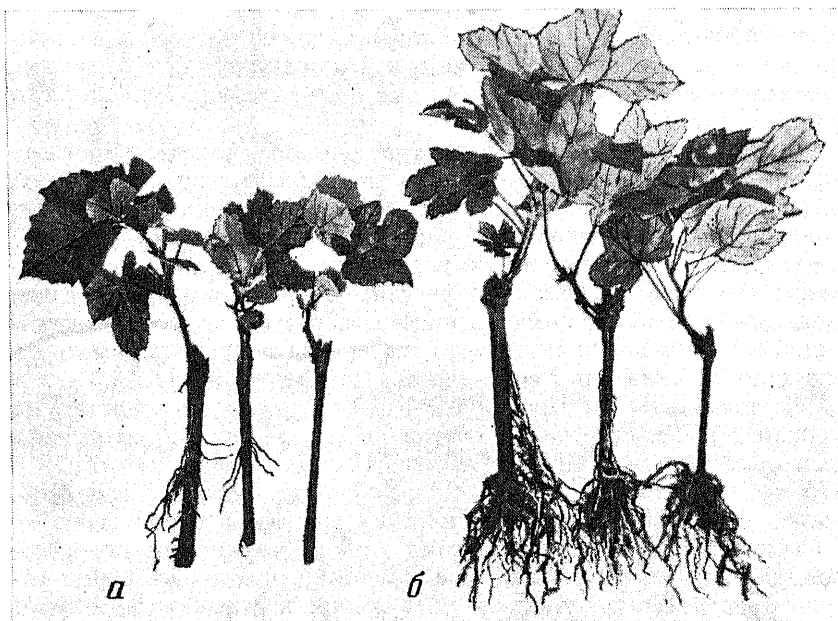


Рис. 251. Влияние β -индолилмасляной кислоты (ИМК) на укоренение черенков трудноукореняющихся сортов винограда сорта Зовуни (селекции Армянского института виноградарства, виноделия и плодоводства)

а — контрольные черенки, *б* — обработанные ИМК

и получению химических аналогов ИУК, обладающих очень высокой активностью: β -индолилмасляной кислоты (ИМК), α -нафтилуксусной кислоты (НУК), 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-Д) и др.

Ауксины оказались веществами многогранного действия. Они влияют на растяжение, деление и дифференциацию клеток, играют роль в процессах фото- и геотропизма, апикального доминирования, стимулируют образование и рост корней, регулируют опадение листьев и плодов, ускоряют рост и созревание плодов, влияют на передвижение и распределение веществ.

Эти особенности ауксинов были использованы для разработки многих приемов, важных для практики сельского хозяйства. Уже в 40–50-х годах началось применение ИУК и ее синтетических аналогов — ИМК и НУК — для целей вегетативного размножения черенками многих плодовых и лесных пород, технических и декоративных культур, для чего черенки на несколько часов погружали в растворы этих веществ, а затем высаживали в парники [Чайлахян, Турецкая, 1942; Турецкая, 1949, 1953; Турецкая, Поликарпова, 1968].

Действие ауксинов на укоренение черенков легко-, средне- и трудноукореняющихся растений основано на усилении поляриза-

ции черенков — передвижении питательных и регуляторных веществ от верхушек к основаниям черенков, что приводит к закладке корневых зачатков и к дальнейшему росту корней за счет временной задержки распускания почек и роста побегов. Эта способность к поляризации черенков у ауксинов и других регуляторов роста настолько велика, что дает возможность управлять органогенезом черенков [Чайлахян, Саркисова, 1980] (рис. 251). Сила воздействия ауксинов на направление токов веществ в черенках увеличивается при добавлении к ним витаминов С (аскорбиновой кислоты) и В₁ (тиамина), являющихся для растений дополнительными факторами роста [Чайлахян, Некрасова, 1956].

Результаты этих и подобных опытов открывают перспективы к решению важной проблемы вегетативного размножения неукореняющихся многолетних плодовых и лесных культур, которые отличаются высоким содержанием природных ингибиторов и индифферентно относятся к действию извне вводимых ауксинов, проявляя своеобразный консерватизм.

Другой синтетический аналог ауксинов — 2,4-Д — нашел применение как средство, ускоряющее и усиливающее плодоношение томатов и других овощных культур. Соцветия томатов опрыскивают растворами этого препарата последовательно, по мере их возникновения, в сроки, когда на соцветиях раскрывается половина бутонов. При такой обработке задерживается рост вегетирующих верхушечных частей растений, усиливается транспорт питательных веществ в плоды, рост и созревание которых усиливается. Из обработанных цветков развиваются малосемянные или бессемянные плоды, отличающиеся от обычных более крупными размерами и высокими пищевыми и вкусовыми качествами [Ракитин, Крылов, 1950, 1955].

Из синтетических аналогов ауксинов наиболее многогранной активностью обладает НУК, помимо того, что она является одним из основных стимуляторов корнеобразования. Опрыскивание кроны деревьев яблонь и груш раствором калиевой соли НУК оказалось действенным способом для борьбы с предуборочным опадением плодов и повышало урожай яблوك и груш [Ракитин, 1962]. В то же время опыление клубней продовольственного и технического картофеля порошком — дустом М-1 (смесь метилового эфира α -нафтилуксусной кислоты с молотой глиной) при их закладке на весенне-летнее хранение задерживало образование ростков и уменьшало потери товарного картофеля [Ракитин, Крылов, 1952].

Таким образом, помимо широкого использования ауксинов и их синтетических аналогов в вегетативном размножении растений и повышении урожайности овощных культур, были разработаны приемы применения этих ростовых препаратов для задержки прорастания и улучшения лежкости клубней продовольственного и технического картофеля и для уменьшения предуборочного опадения плодов у яблони и груши.

Значительную роль в разработке теории и практики применения ауксинов и синтетических препаратов в нашей стране сыграли многолетние исследования, проведенные в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР (ИФР) Ю. В. Ракитиным и Р. Х. Турецкой.

ГИББЕРЕЛЛИНЫ

Более коротка, но не менее впечатляюща история открытия гиббереллинов. Загадочное опасное заболевание рисовых плантаций в странах Восточной Азии, получившее название «баканае», или «болезнь дурных побегов», приводило к резкому падению урожая риса во многих странах. Стебли заболевшего риса сильно росли, вытягивались, становились бледно-желтыми, имели слабо развитые колосья, а при тяжелом поражении и вовсе отмирали. «Бешеный рис» — называли крестьяне этот бич сельского хозяйства.

Ученым давно было известно, что заболевание вызывается фузариевым грибом с причудливым названием гибберелла фуджикуро, но лишь в 1926 г. японский фитопатолог Куросава [Kurosawa, 1926] впервые установил, что если питательную, так называемую культуральную, жидкость тщательно очистить от растущего на ней гриба, то при опрыскивании ею проростков риса у них начинаются симптомы болезни «баканае». Сразу же была сделана догадка, что заболевание риса зависит от какого-то вещества, находящегося в выделениях гриба и переходящего в питательную жидкость. Эта догадка подтвердилась спустя несколько лет, в 1938—1939 гг., когда вещество было выделено химиками Токийского университета [Yabuta, Sumiki, 1938; Yabuta, Hayashi, 1939] в химически чистом виде — оно оказалось органической кислотой, которая по имени гриба названа гибберелловой кислотой, или просто гиббереллином.

До настоящего времени объединенными усилиями ученых разных стран было открыто более 70 гиббереллинов как в выделениях фузариевых грибов, так и в тканях высших растений (см.: [MacMillan, 1985]). Ввиду сложности строения гиббереллинов их получают не химическим, а биологическим путем, подобно тому как пенициллин и некоторые другие антибиотики. Гиббереллины обладают необычной силой стимулирующего действия на рост растений в высоту. Можно забыть, что на молодое растение случайно упало 2—3 капли раствора гиббереллина, но пройдет несколько дней и оно само напомнит об этом резким скачком роста.

История открытия гиббереллинов, их распространение, физико-химические свойства, способы получения, физиологическая роль в растениях и их применение в сельском хозяйстве излагаются в обзорных статьях и книгах, опубликованных в разные годы [Чайлахян, 1958в, 1961, 1963; Муромцев, Пеньков, 1962; Муромцев, Агнистикова, 1971, 1973, 1984].

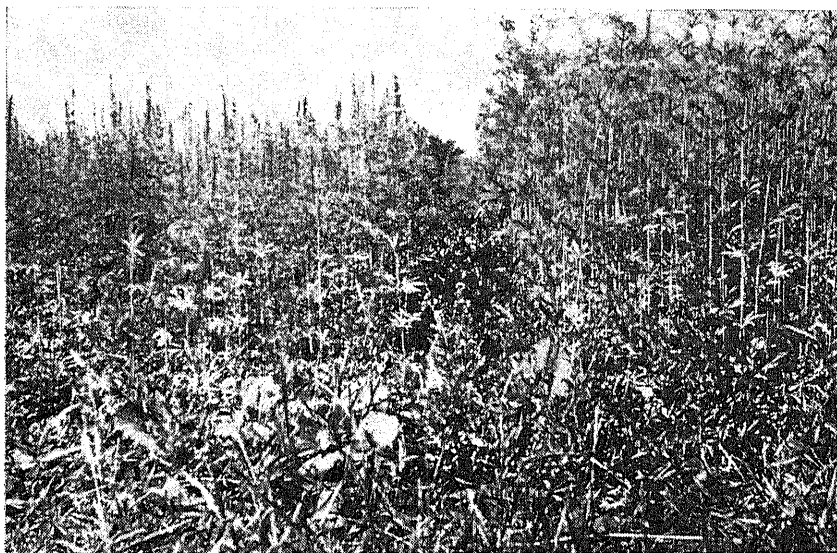


Рис. 252. Влияние гиббереллина (ГК) на рост растений конопли в полевых условиях

Слева — контрольные растения, справа — опытные растения, дважды обработанные раствором ГК в концентрации 25 мг/л

Гиббереллины снимают генетическую карликовость растений. При обработке карликовых форм кукурузы, гороха и других путем опрыскивания растений раствором гиббереллина удается довести растения до нормальных размеров. У карликовых форм гороха это легко достигается при замачивании семян до посева на несколько часов в растворе гиббереллина [Чайлахян и др., 1975].

Вместе с тем у обычных, не карликовых форм при систематической обработке верхушек растений каплями водного раствора можно сильно стимулировать рост стеблей. Таким образом были получены гигантские растения семенников капусты, табака и конопли (в 6 м и более). В полевых условиях двукратное опрыскивание растений конопли раствором гиббереллина приводит к значительному усилению роста и повышению выхода волокна (рис. 252) [Жуков и др., 1963; Хрянин, 1971]. При этом наблюдается значительное ускорение поглощения воды и минеральных солей растениями из почвы и увеличение ассимиляционной деятельности листьев: гиббереллины как бы усиливают «аппетит» растений и вскрывают их богатые потенциальные силы роста.

Получение таких растений в экспериментальной обстановке путем обработки гиббереллинами позволило подойти и к объяснению явления гигантизма растений, наблюдаемого в некоторых областях земного шара, в частности к выяснению загадки сахалинских растений-гигантов. Почвенно-климатические условия Саха-

лина способствуют необычайно сильному росту как дикой травянистой растительности, так и культурных растений, завезенных с материка; как выяснилось на основе аналитических определений, в регуляции их роста активное действие оказывают гиббереллины и ауксины [Чумаковский, Кефели, 1968].

Помимо ускорения роста стеблей в высоту, гиббереллины увеличивают размеры и меняют форму листьев, вызывают образование и рост крупных бессемянных плодов, прерывают период покоя у почек и вызывают их прорастание, ускоряют цветение и плодоношение растений, способствуют проявлению мужского пола у двудомных растений и однодомных с раздельнополыми цветками [Чайлахян, Хрянин, 1982]. Впервые формирование стеблей и зацветание двухлетников на первом году жизни под влиянием гиббереллина было показано в опытах американского ученого Ланга [Lang, 1957], а потом исследователями разных стран были получены такие же результаты стимуляции цветения у многих однолетних и двулетних растений.

В нашей стране исследования по гиббереллинам начались впервые в 1957 г. в Институте физиологии растений АН СССР, в котором одновременно проводилось широкое испытание препарата гиббереллина английского производства. Впоследствии на основе комплексной работы Института физиологии растений, Института микробиологии АН СССР, где проводились исследования Н. А. Красильникова, и Всесоюзного института удобрений и агропочвоведения ВАСХНИЛ, где Г. С. Муромцевым разрабатывалась технология, был начат промышленный выпуск гиббереллина.

Наиболее широкими оказались перспективы применения гиббереллинов в виноградарстве, где при опрыскивании соцветий раствором гиббереллина урожай бессемянных или кишмишных сортов винограда повышается примерно в 2 раза. Эти результаты, а также опыты, проведенные в Армении [Чайлахян и др., 1963; Катарьян и др., 1963; Чайлахян, Саркисова, 1980] и в Узбекистане [Смирнов, Перепелицына, 1976; Чайлахян и др., 1979], выявили большие достоинства гиббереллина в деле повышения урожайности кишмишных сортов винограда и многократно были опубликованы инструкции по применению гиббереллинов на виноградниках (рис. 253).

Основным способом обработки виноградников гиббереллинами является однократное опрыскивание соцветий ручными опрыскивателями. Кроме того, на виноградниках Самаркандской области успешно применялся еще один способ, предложенный М. К. Мананковым [1982], — наложение узкой ленточки лейкопластыря с гиббереллином вокруг основания грозди. Все эти способы основаны на индивидуальной обработке кустов винограда, и дальнейший прогресс механизации обработки больших площадей винограда связан с ведущейся разработкой новых опрыскивателей на механической тяге и использовании таких способов формовки кустов винограда, при которых соцветия и грозди не находятся под пологом листьев.

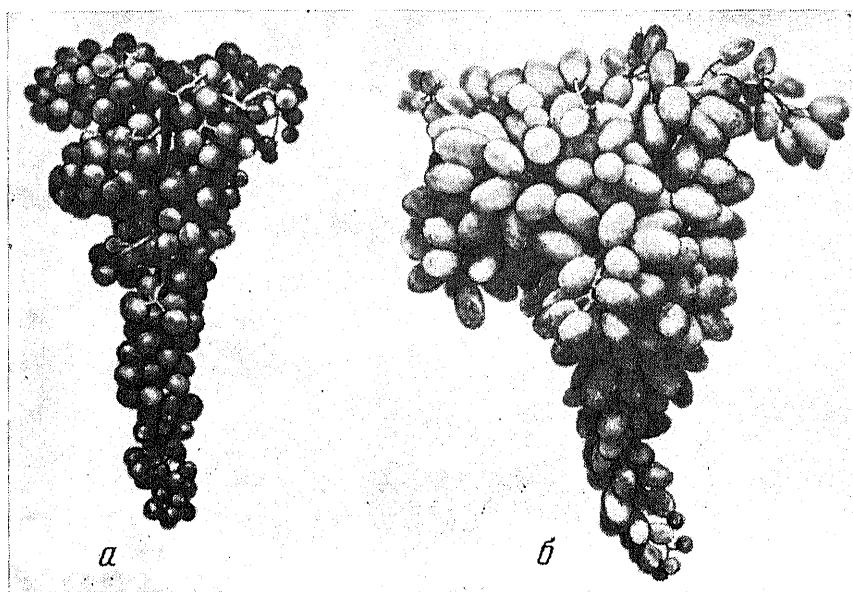


Рис. 253. Влияние гиббереллина (ГК) на рост ягод и гроздей бессемянного сорта винограда Ереван розовый

а — контрольные грозди; *б* — грозди, дважды опрыснутые гиббереллином в начале и конце цветения

Весьма перспективным оказался переход на механизированную обработку соцветий винограда при помощи опрыскивателей, снабженных вентиляторами. В последние годы в Узбекистане использована на виноградниках большая партия таких опрыскивателей, положено начало новому этапу более интенсивного использования гиббереллина в виноградарстве.

Еще одна область практического применения гиббереллина — это солодоращение, важное для пивоварения и спиртового производства. Выяснилось, что при обработке гиббереллином семян ячменя, 7–8-дневные проростки которого собственно и являются солодом, срок солодоращения сокращается до 5–6 сут, качества его значительно улучшаются, что приносит большой экономический эффект [Муромцев, Агнестикова, 1971].

На ряде культур также получен положительный эффект от применения гиббереллинов. Есть все основания для рекомендации его широкого применения в целях получения двух урожаев картофеля в южных районах, где практикуются летние посадки картофеля [Муромцев, Пеньков, 1962; Чайлахян, 1963], для повышения урожая конопли, выхода волокна и улучшения его качества [Жуков и др., 1963; Хрянин, 1971], для улучшения заводского производства мальтозы (солодового сахара) [Хрянин и др., 1976].

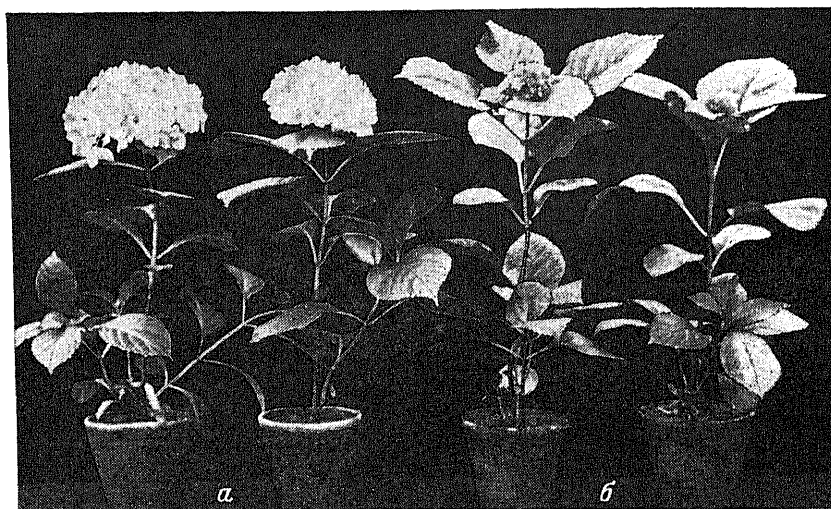


Рис. 254. Влияние гиббереллина на рост и цветение гортензии (фото 16.III 1960 г.)

а — растения опрыскивали 0,001%-ным раствором гиббереллина в 3 срока с недельными интервалами; *б* — контрольные растения опрыскивали водой. Состояние растений через 65 дней после начала опыта

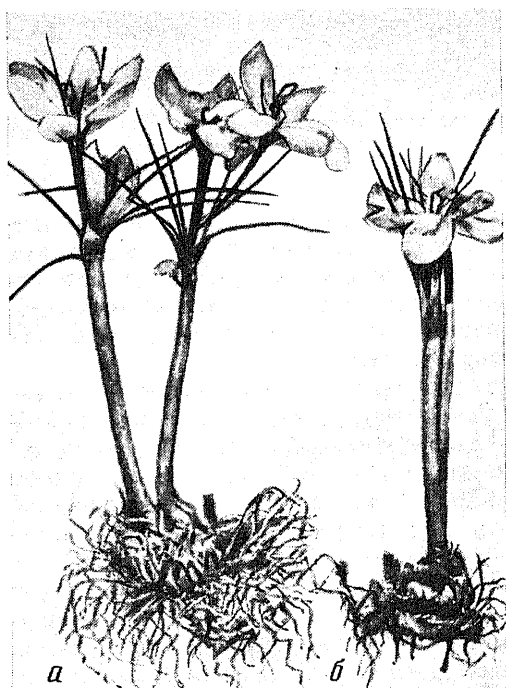


Рис. 255. Увеличение числа цветков и выхода рылец у шафрана посевного (*Crocus sativus*) под влиянием обработки гиббереллином

а — растения шафрана после обработки клубнелуковиц в период пересадки 0,01%-ным раствором гиббереллина путем замачивания в течение 4 ч; *б* — контрольные (обработанные водой)

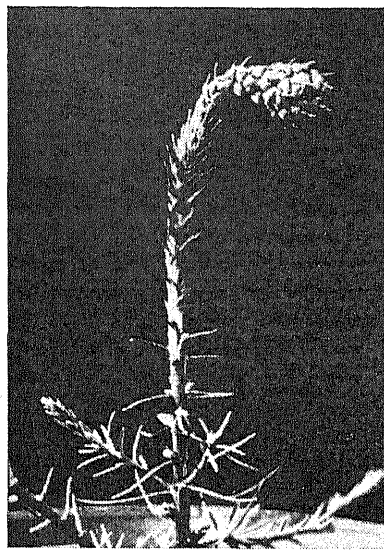


Рис. 256. Секвойя вечнозеленая — *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl, переходящая в естественных условиях к цветению в возрасте 20 лет, с мужскими и женскими шишками в возрасте 13 мес (по: [Pharis, Morf, 1969])

Шишки появились в возрасте 8 мес после 6 еженедельных обработок по 125 мкг ГА₃

Рис. 257. Секвойя гигантская — *Sequoia gigantea* (Lindl.) Deene, переходящая в естественных условиях к цветению через 24 и более лет, с женской шишкой в возрасте 8 мес (по: [Pharis, Morf, 1969])

Шишка появилась в возрасте 6 мес после 16 еженедельных обработок по 125 мкг гибберелловой кислоты

На других культурах также получены обнадеживающие результаты: повышение продуктивности земляники и черной смородины, стимуляция роста листьев чайного куста, повышение урожайности огурцов и некоторых зеленых овощных культур, выгонка растений в декоративном цветоводстве (рис. 254) [Чайлахян, Кочаиков, 1961; Верзилов, Каспарян, 1968].

С помощью обработки гиббереллином клубнелуковиц шафрана посевного получено увеличение сухих рылец почти в 2 раза за счет увеличения числа цветков (рис. 255) [Азизбекова и др., 1978]. После обработки гиббереллином увеличивается также длина листьев, корней и число дочерних клубнелуковиц. Образование дополнительных цветков происходит за счет более быстрого превращения боковых «спящих» почек в цветочные. Уже через 7 дней после обработки в меристемах спящих почек усиливается митотическая активность, большая популяция клеток переходит в фазу синтеза ДНК клеточного цикла, увеличивается также количество ядрышек [Азизбекова и др., 1982].

Большие перспективы применения гиббереллинов открылись в лесоводстве. Исследования канадского ученого Фариса и др. [Pharis, Morph, 1969; Pharis, 1974; Pharis, Ross, 1976] показали, что семена хвойных пород — туи, кипариса, дугласовой сосны и других, плодоносящие на 8—12-й год жизни, при обработке растворами гиббереллинов становятся способными к цветению и плодоношению на 1—2-м году жизни. Особенно впечатляющим оказалось поведение семян секвой, или «мамонтовых деревьев», обычно плодоносящих через 25—50 лет и достигающих возраста 4000—5000 лет: под влиянием гиббереллина они зацветали на первом или втором году своей жизни. Становится реальным создание питомников ускоренного семенного размножения ценных пород хвойных деревьев (рис. 256, 257) [Pharis, Morph, 1969].

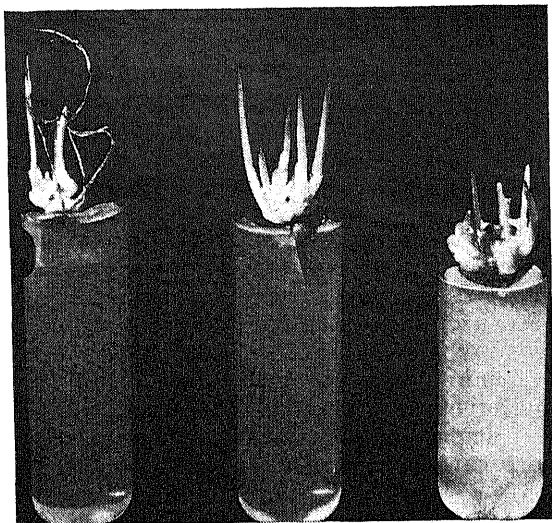
«Волшебник зеленого мира» — так окрестили гиббереллин еще в 1961 г. при создании кинокартины о нем Киевской студией научно-популярных фильмов, — медленно, но верно продолжает вскрывать богатые потенциальные силы роста растительного мира, которые до сих пор оставались в дремлющем состоянии.

ЦИТОКИНИНЫ

Цитокинины, составляющие третью группу фитогормонов, были открыты позднее американскими учеными Скугом и Миллером [Skoog, Miller, 1957], причем вначале было выявлено активное вещество не в растениях, а в продуктах распада ДНК. Это вещество резко стимулировало деление клеток и рост сердцевинной ткани стебля табака и было названо кинетином (от слова кинез — деление). Впоследствии настоящий природный цитокинин — зеатин был выделен из семян кукурузы [Letham et al., 1964], а кинетин, как и некоторые другие цитокинины, оказался физиологическим аналогом зеатина, не встречающимся в растениях. Цитокинины активно стимулируют деление и рост клеток и тканей, ускоряют прорастание семян, формирование почек и рост побегов, способствуют ветвлению растений, вызывают прерывание периода покоя спящих почек, клубней и семян и усиливают проявление женского пола у двудомных растений и однодомных с раздельнополыми цветками [Кулаева, 1973; Чайлахян, Хряпин, 1982].

В отличие от ауксинов и гиббереллинов цитокинины не способны к передвижению по живым клеткам, а распространяются по всему растению вместе с током воды из корней, где они образуются. Вместе с тем они сильно повышают способность клеток притягивать и удерживать подвижные соединения, возникающие в результате обмена веществ, т. е. повышают аттрагирующую способность обработанных тканей растения. Этим свойством цитокининов обуславливается и их локализованное действие на образование листовых почек [Чайлахян, Фролова, 1974]. Как показали исследования Мотеса [Mothes, 1964] и О. М. Кулаевой [Кулаева, 1973], для цитокининов характерна ярко выраженная

Рис. 258. Образование адвентивных побегов при культивировании цветочных почек фрезии на среде с 5 мг/л 6-БАП



способностью не только задерживать старение листьев, но и восстанавливать их функциональную активность, вызывая как бы омоложение растительных клеток.

Постепенно открываются прямые пути практического применения цитокининов для повышения роста и урожая растений.

Уже в течение ряда лет цитокинины используются в практике вегетативного размножения при своеобразном методе клонального микроразмножения, основанного на культуре изолированных тканей растений [Бутенко, 1964; Катаева, Бутенко, 1983]. При этом сыграло роль свойство цитокининов стимулировать ветвление стеблей и образование почек.

Для клонального микроразмножения используется культура верхушечных стеблевых меристем, которые в пробирках выращиваются на синтетических питательных средах, обязательно содержащих все 3 группы фитогормонов-стимуляторов: 1) цитокинины, позволяющие получить из одного зачатка до 30 стеблевых образований в месяц; 2) ИМК и НУК, используемые для укоренения образовавшихся стеблей; 3) ГК для усиления роста этих же стеблей. Благодаря комплексному действию этих 3 фитогормонов стало возможным интенсивное вегетативное размножение многих культур.

В США в настоящее время многие коммерческие предприятия этим методом размножают декоративные, овощные, полевые культуры, плодовые и лесные породы [Murashige, 1980]. В нашей стране клональное микроразмножение используется для декоративных культур — гвоздики, герберы, фрезии, нарциссов, орхидей [Бутенко, 1978]. Кроме того, метод клонального размножения широко используется для получения безвирусного картофеля, безвирусных клонов садовой земляники, черной смородины, виш-

ни, чистых линий кочанной капусты и томатов (рис. 258) [Катаева, Бутенко, 1983].

Разработка методов культуры изолированных растительных тканей и клеток стала возможной только лишь после открытия фитогормонов и в целом учения о регуляторах роста. Сейчас существуют различные аспекты применения регуляторов роста в сельском хозяйстве с помощью методов культуры тканей и клеток. Культура зародышей клеток, протопластов и микроспор оказалась приемом, важным для гибридизации и генетики; суспензионные клеточные культуры различных растений стали источником получения ценных органических соединений. Одним из аспектов практического применения регуляторов роста стала культура меристем, важная для вегетативного размножения растений и получения растений, свободных от вирусов и других патогенных факторов.

Фитогормоны явились фундаментом для возникновения новой отрасли биологии — биотехнологии растений.

ЭТИЛЕН И АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА

Регуляция ростовых процессов в растениях представляет собой результат сбалансированного действия веществ, стимулирующих и задерживающих эти процессы.

В соответствии с этим в последнее время наряду с основными фитогормонами, оказывающими стимулирующее действие на ростовые процессы, — ауксинами, гиббереллинами и цитокининами — выделены фитогормоны, задерживающие ростовые процессы, — этилен и АБК. Этилен обладает многообразными физиологическими функциями — регулирует период покоя, прорастание, деление и растяжение клеток и способствует старению тканей, благодаря чему ускоряется опадение листьев и генеративных органов [Ракитин, 1950]. Среда, химические и физические стрессовые факторы изменяют скорость образования этилена из его естественного предшественника — метионина, что влияет на ход процессов роста и развития [Чкаников, 1986]. На этом основаны многочисленные практические приемы, связанные с регуляцией образования этилена [Dilley, 1980].

Особенно широко известен этилен как фактор ускорения созревания плодов и уже давно с успехом используется в этих целях. В северных районах возделывания томатов собранные зеленые плоды хорошо дозревают потом в этиленовых камерах; равным образом этот метод применяется к плодам, которые в зрелом состоянии не выносят транспортировки, а в местах потребления подвергаются искусственному дозреванию. В настоящее время в большей мере используются продуценты этилена, среди которых наибольшее значение приобрел этрел, или этефон (2-хлорэтилфосфорная кислота), впервые синтезированный М. И. Кабачником. Преимущество этрела заключается в том, что, легко проникая в ткани растения, он постепенно подвергается деградации и

выделяет свободный этилен. Поэтому этиленовые камеры сейчас заменяются на предуборочную или послеуборочную обработку этрелом.

В последнее время в нашей стране синтезированы новые этилен-продуценты: гидрел и дигидрел, обладающие примерно теми же свойствами, что и этрел. Испытания применения этих препаратов на томатах путем опрыскивания растений, проведенные в Украинском научно-исследовательском институте овощеводства и бахчеводства, показали их большую эффективность в ускорении созревания плодов и повышении общего урожая томатов [Мельников, 1976].

На основании исследований, проведенных в Институте биохимии им. Баха АН СССР, гидрел в настоящее время проходит широкую производственную проверку в различных районах страны как препарат, задерживающий прорастание клубней картофеля при их хранении и стабилизирующий их устойчивость к заболеваниям [Метлицкий и др., 1982].

За рубежом в тропических областях этрел применяется для ускорения цветения и плодоношения ананасов, сокращая длительность подготовки плантаций к плодоношению с 3—4 до 2—3 лет. При этом обработке подвергаются зачатки цветоносов в центральной части кустов, где находятся основания мясистых листьев ананасных растений. Раньше это делалось с помощью синтетического аналога гетероауксина НУК; теперь более рациональным оказалось применение этрела.

Применение этрела рекомендуется для повышения урожайности огурцов и других растений из семейства тыквенных, так как при опрыскивании молодых растений он повышает количество женских цветков; благодаря этому свойству его можно также использовать в семеноводстве гибридов этих культур. А в тропических странах с помощью обработки этрелом значительно повышают продуктивность каучуконосного растения гевеи.

Близко к этилену по своей физиологической функции примыкает АБК — она является активным ингибитором прорастания семян и роста растений, способствует переходу растений в период покоя и так же является фактором старения и опадения органов. Более того, АБК и этилен одновременно участвуют и взаимодействуют в процессах старения и созревания плодов. АБК играет специфическую роль в ответных реакциях растений на водный дефицит и другие стрессы, регулируя разверстость устьиц. АБК образуется в хлоропластах мезофилльной ткани листьев, при обезвоживании поступает из мезофилла в эпидермис листа и вызывает закрывание устьиц и подачу пасоки вверх. Таким образом, она играет роль эндогенного антитранспиранта [Kannangara et al., 1979].

АБК, являясь веществом терпеноидной природы, впервые была выделена из стенок коробочек хлопчатника как вещество, вызывающее опадение плодов и листьев, и была отнесена к группе ингибиторов роста [Addicott, 1965], но ее многообразная роль

в регуляции физиологических процессов, способность легко передвигаться из одной части растения в другую и вызывать большой эффект привели большинство исследователей к выводу о том, что АБК наряду с этиленом может быть отнесена к группе гормонов.

Намечается практическое использование АБК в сельском хозяйстве. В целом ряде исследований уже показано, что при обработке некоторых сортов клубненосных растений — топинамбура и картофеля — раствором АБК задерживается рост наземных частей и подземных столонов и усиливается рост клубней [Деведжян и др., 1981; Kumar, Wareing, 1973; Ewing, Wareing, 1978].

В большую группу ингибиторов роста входят как эндогенные, так и экзогенные соединения. К эндогенным относятся прежде всего ингибиторы фенольной природы: паракумаровая кислота, кумарин, хлорогеновая кислота и другие, обнаруженные в растениях в конце 50-х — начале 60-х годов [Кефели, 1974]. Эти ингибиторы подавляют рост растягивающихся клеток, прорастание семян и распускание почек; при этом в период торможения ростовых процессов они накапливаются в растительных клетках и задерживают рост, индуцированный фитогормонами.

Эндогенные ингибиторы роста фенольной природы широкого практического применения пока не нашли.

РЕТАРДАНТЫ И ДРУГИЕ СИНТЕТИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ НЕГОРМОНАЛЬНОЙ ПРИРОДЫ

Обращаясь к синтетическим препаратам ингибиторов роста, т. е. к тем, которые перешли в физиологию растений и растениеводство из арсенала химии, в первую очередь к ретардантам, мы встречаемся с замечательным биологическим парадоксом: эффект их экономического значения для практики сельского хозяйства оказался значительно выше, чем эффект стимуляторов роста.

Еще в 20-х годах текущего столетия выдающийся ученый, один из основателей современной агрохимии — Д. Н. Прянишников говорил, что в урожае пшеницы нам нужны зрелые колосья, а не солома. И тем не менее селекция и отбор пшеницы повсеместно шли в направлении создания крупных высокорослых урожайных сортов; а так как одновременно шли интенсификация применения минеральных, в частности азотных, удобрений и рационализация орошения, то перед земледелием возникла новая опасность — полегание пшениц и потеря почти четверти урожая зерна. Создание высокоурожайных и неполегающих мексиканских, а позднее и индийских карликовых пшениц и быстрое распространение их и карликовых сортов риса в Пакистане, Индии и на Филиппинах вскрыло реальные возможности борьбы с полеганием — селекция зерновых культур повернула во многих странах мира в сторону низкорослых высокоурожайных неполегающих сортов [Чайлахян, 1978].



Рис. 259. Предупреждение полегания пшеницы с помощью ретарданта ССС
 а: *слева* — пшеница необработанная, *справа* — пшеница, опрыснутая раствором ССС в фазе кущения (опыт Института удобрений АН ПНР, Пулавы, проф. А. Листовский); б — то же, после ливней

Однако полегание пшеницы и других зерновых культур по-прежнему приводит к потерям урожая, и здесь оказались весьма эффективными открытые в начале 60-х годов ретарданты — вещества, задерживающие рост стеблей, делающие их более прочными и устойчивыми к полеганию и таким образом сохраняющие урожай. По своему химическому строению ретарданты относятся к различным группам соединений, но наибольшее внимание исследователей и растениеводов привлекли два ретарданта — ССС [Tolbert, 1960a, b] и В-995 (N-диметиламиноянтарная кислота, или алар).

Для зерновых культур наиболее эффективным оказался ретардант ССС, водный раствор которого при однократном опрыскивании в фазе кущения в последующем предотвращает их полегание (рис. 259).

В нашей стране в результате комплексной работы научных сотрудников ИФР Л. Д. Прусаковой и других, а также специалистов Министерства сельского хозяйства СССР были многократно изданы инструкции по применению ретарданта ССС, которые во многом способствовали организации практического внедрения этого препарата [Чайлахян и др., 1967, 1983].

Ретардант ССС наиболее эффективен для посевов озимой и яровой пшеницы и отчасти озимой ржи. В последнее время для предупреждения полегания озимой ржи с большим успехом применяется препарат кампозан [Романовская и др., 1982], а в посевах ячменя и овса более эффективно действует смесь ретарданта ССС с веществами антиауксинового действия.

Показано, что применение ретарданта ССС может также иметь большое значение при выгонке рассады овощных культур, в частности томатов, как в средней полосе, так и особенно в северных районах и Сибири. Обработка ретардантом ССС предотвращает вытягивание стеблей и получается высококачественная рассада томатов, пригодная для механизированной обработки междурядий. В Институте физиологии и биохимии растений СО АН СССР была использована последовательная обработка растений томатов ретардантом ССС при выгонке рассады, а затем опрыскивание раствором гидрела для ускорения созревания за 20 дней до уборки. В полученном общем урожае доля зрелых плодов составляла 80% [Гамбург и др., 1982].

Ретардант ССС нашел широкое применение в Средней Азии, в Закавказье и Крыму не только на бессемянных, но и на семенных сортах винограда, причем в этом случае проводится также опрыскивание кустов раствором вещества за 2 нед до начала цветения. В результате снижается интенсивность роста вегетативных побегов и наблюдается усиленный отток ассимилятов к гроздям — урожай винограда возрастает.

На плантациях и в комнатной культуре лимонов обработка растений ретардантом ССС ускоряет плодоношение растений (рис. 260) [Чайлахян, Некрасова, 1973].

Другой ретардант — алар — широко применяется в различных

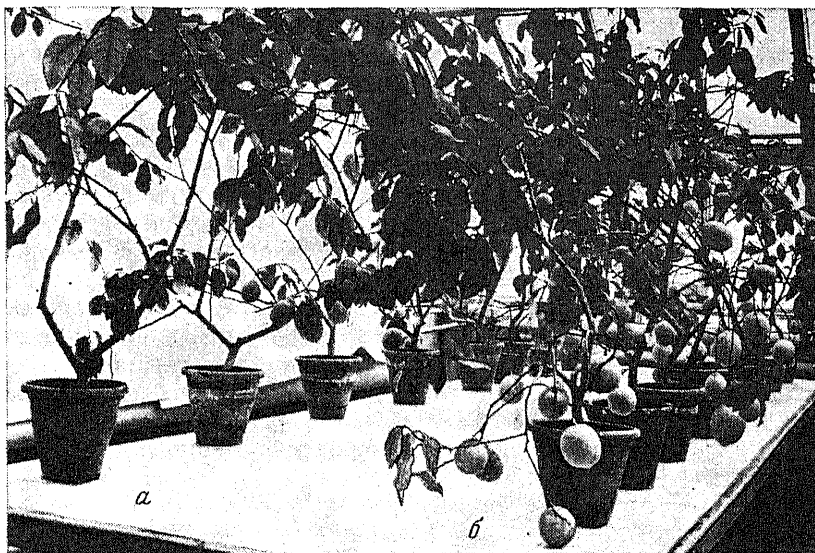


Рис. 260. Плодоношение растений лимона под влиянием ретарданта ССС
а — контроль; *б* — растения, многократно обработанные раствором ретарданта ССС путем полива в почву

отраслях садоводства: он предупреждает предуборочное опадение плодов яблони, груши, сливы, вишни, персика, черной смородины, замедляет вегетативный рост, укорачивает побеги, ускоряет закладку цветочных почек и вызывает раннее плодоношение молодых деревьев.

Ретарданты ССС, алар, фосфон и другие нашли широкое применение в декоративном цветоводстве, так как они укорачивают и делают более прочными цветоносы растений: гвоздики, обработанные ССС, и хризантемы, обработанные аларом, приобретают компактность и долго сохраняют свою декоративную форму [Гамбург и др., 1979].

Помимо ретардантов из арсенала химии в физиологию растений пришли такие новые препараты, как морфактины, которые известны в виде соединений: флюоренола (9-оксифлюоренкарбоновой кислоты) и хлорфлюоренола (9-метилловый эфир 2-хлор-оксифлюоренкарбоновой кислоты). Легко проникая в растения, морфактины тормозят рост растущих молодых частей, подавляют рост, индуцированный ауксинами и гиббереллинами, и вызывают аномальное развитие верхушечных меристем, вследствие чего у проростков нарушается геотропизм, т. е. правильная ориентация стеблей и корней в пространстве,— они как бы «пьянеют» от морфактинов [Schneider, 1972].

Если морфактины при большом влиянии на формирование пока еще не нашли применения в практике сельского хозяй-

ства, то целый ряд других химических препаратов, помимо ретардантов, находит применение в различных областях растениеводства. К таким относятся ГМК (гидразид малеиновой кислоты), ХДМ (хлордиметилморфолиний), ТИБК (триходбензойная кислота), глифосин и др.

Применение ГМК рекомендуется для задержки прорастания корнеплодов (свеклы, брюквы, репы, турнепса, редьки), лукович (репчатого лука и чеснока), картофеля (продовольственного и технического). Задержка прорастания достигается с помощью предуборочного (за 10—15 дней до уборки урожая) опрыскивания растений ГМК; у сахарной свеклы при этом период хранения корней удлиняется с 5—6 до 8—9 мес. ГМК применяется также для вершкования и пасынкования табака. Этот препарат имеет большую популярность и широко используется за рубежом [Мельников, 1976; Draber, 1977].

В результате комплексной работы, проведенной А. А. Прокофьевым (ИФР) и сотрудниками научных учреждений АН ТаджССР, для ускорения созревания хлопчатника и своевременной уборки хлопка-сырца рекомендуется обработка растений ХДМ. В результате этого уборка урожая хлопка-сырца в условиях Средней Азии (ТаджССР) заканчивается к середине октября (на 1,5 мес раньше обычного), урожай и качество хлопка-сырца увеличиваются и становится возможным вспашка и посев на хлопковых полях зимневегетирующих кормовых культур: ржи, ячменя, рапса, дающих высокий урожай кормовой массы. Таким образом, создается возможность круглогодичного использования хлопковых полей [Прокофьев, 1980].

Из других названных препаратов глифосин усиливает сахаронакопление у сахарного тростника, а ТИБК увеличивает урожайность соевых бобов.

Прогресс в области изучения механизма действия, биосинтеза, транспорта и метаболизма фитогормонов и других биорегуляторов дал мощный толчок расширению сферы применения и повышению эффективности использования природных и синтетических биорегуляторов в практике растениеводства.

Большинство применяемых в настоящее время регуляторов роста и гербицидов представляют собой гомологи и антагонисты природных фитогормонов или вещества, действие которых направлено на биосинтез и метаболизм фитогормонов в растениях. До недавнего времени применяемые в растениеводстве синтетические регуляторы были представлены главным образом производными ауксинов, этилен-продуцентами и ретардантами, ингибирующими биосинтез гиббереллинов. В настоящее время новые эффективные регуляторы созданы за рубежом на основе цитокининов и АБК [Jung, 1985]. Большие перспективы открывает применение веществ антиэтиленового действия [Morgan, 1985].

За последние 3 года большие успехи в США достигнуты в применении этифона на хлопчатнике, что ускоряет созревание, открывание и высыхание коробочек и приводит к значительному

повышению урожая и облегчению его сбора. В настоящее время хлопчатник занимает первое место по применению биорегуляторов в США [Morgan, 1985]. Вместе с тем во многих странах неуклонно растет применение биорегуляторов на зерновых. Помимо борьбы с полеганием хлебов, регуляторы роста используются для повышения устойчивости посевов к неблагоприятным климатическим условиям. Большое внимание уделяется взаимодействию регуляторов роста и минеральных удобрений. Цель этих исследований состоит в повышении эффективности применения как минеральных удобрений, так и биорегуляторов. Обнаруженная в последнее время роль АБК в активации поглощения, транспорта и накопления сахаров в клетках растений открывает перспективу регуляции с помощью этого гормона и его аналогов качества урожая [Brenner et al., 1985].

Большой прогресс произошел в применении регуляторов роста в плодоводстве: для ускорения клонального размножения растений, ускорения плодоношения, регуляции цветения, борьбы с опадением завязей и плодов, улучшения качества плодов, регуляции срока их созревания и улучшения хранения [Vangerth, 1985].

Большие успехи достигнуты в применении регуляторов роста в цветоводстве. Особенно эффективными здесь оказались этилен-продуценты, ингибиторы этилена, ГК, АБК, цитокинины, ретарданты, в том числе новый ретардант паклобутразол [Halevy, 1985]. Перечисленные типы регуляторов роста привели к большому прогрессу в области декоративного цветоводства, резко повышая его экономичность, улучшая товарные качества растений, обеспечивая длительную сохранность срезанных цветов и позволяя получить продукцию цветов в нужные сроки.

Новая и крайне важная область применения биорегуляторов состоит в их использовании для ускорения селекционного процесса. Регуляторы роста нашли применение для скрининга селекционного материала на устойчивость к болезням, к полеганию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Учение о регуляторах роста располагает большим списком природных и синтетических соединений, влияющих на рост, развитие и урожай растений. В отношении многих из них проводилось и проводятся глубокие и тщательные исследования их распространения в растительном мире, химического строения, биосинтеза, превращений и транспорта, физиологической активности, возможностей практического применения. Имеются интересные данные об одновременном действии разных фитогормонов и ингибиторов, об условиях их комплексного действия. Вместе с тем ведутся поиски новых веществ высокой физиологической активности, новых регуляторов роста [Мельников, 1976; Ohlrogge et al., 1979; Grove et al., 1979; Hurter et al., 1979; Looney, 1980].

Проблема регуляторов роста за последнее время приобретает все большее значение и привлекает внимание как в нашей стране, так и за рубежом. В этой проблеме важны как фундаментальные исследования, являющиеся источником новых идей и новых регуляторов, так и изыскания в области теории применения регуляторов, а также сама организация практики применения.

В области фундаментальных исследований наряду с изучением химического строения, биосинтеза, превращений, транспорта и физиологической активности одной из главных задач является изучение механизма действия регуляторов роста, в частности молекулярного механизма на мембранном и генетическом уровне, когда регуляторы проявляют свое действие через соответствующие рецепторы [Кулаева, 1982а, б].

Между первичным механизмом действия гормонов и ростовой, или морфогенетической, реакцией растения лежит сложная цепь биохимических, биофизических и структурных изменений в клетках. Пока мы еще далеки от расшифровки всей этой цепи, так как исследование механизма действия фитогормонов стало возможным сравнительно недавно. Однако в общем виде картина, отражающая изменения, вызываемые гормонами в растительных клетках, намечается уже сейчас. И в центре этих изменений лежит регуляторное действие фитогормонов на генетическую информацию в клетках.

В цепи реакций: фитогормоны — ДНК — РНК — белок активизируется синтез белков, необходимых для прохождения важнейших физиологических процессов в растении, и тем самым ускоряется развитие растений, активизируется их рост и перераспределение питательных веществ в растении, что является основой для повышения урожая сельскохозяйственных растений.

В области теории применения помимо изыскания новых природных и синтетических регуляторов, определения конкретных линий их использования и распознавания физиологических эффектов важным представляется разработка наиболее совершенных методов их широкого испытания как на общих моделях, так и на специальных культурах. Организация практики применения представляется как ступенчатая цепь испытаний действия регуляторов роста от лабораторий и теплиц до полевых условий.

Важнейшим этапом в испытании действия регуляторов роста является медико-фармакологическая апробация полной безопасности применения регуляторов роста для здоровья человека.

Таким образом, мы видим, что волшебная влага регуляторов роста и развития — это не сказочная «живая вода»: опрыскал и все оживает, растет. Она делает чудеса лишь в умелых руках человека, знающего, что нужно растениям для их роста и развития.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подходя к заключительному этапу изложения основ регуляции цветения растений, следует сказать, что настоящая книга охватывает полувековой период (1937—1987 гг.) наших исследований в области выяснения внутренних факторов, обуславливающих переход высших растений от вегетативного роста к генеративному развитию, главным образом к их цветанию.

Гормональная концепция цветения растений впервые была выдвинута нами 50 лет назад — это была гипотеза флоригена как общего комплекса гормонов цветения неизвестной природы. Спустя 20 лет в развитие этой концепции была выдвинута гипотеза о бикомпонентной природе флоригена как комплементарной системе, состоящей из двух групп гормонов цветения: гиббереллинов, обуславливающих образование и рост цветочных стеблей, и антезинов, индуцирующих образование цветков. К началу следующего 20-летнего периода было высказано представление о механизмах образования гиббереллинов и антезинов, — автономном и индуцированном внешними воздействиями, а также показана возможность гормональной регуляции генетически контролируемых признаков длинодневности и короткодневности у фотопериодически чувствительных видов.

Гормональная регуляция цветения основана не только на стимуляции цветения, вызываемой стимулирующими веществами, но и на ингибировании цветения, обуславливаемом природными веществами, задерживающими цветение. Таким образом, эффект гормональной регуляции во всех случаях определяется одновременным действием стимуляторов и ингибиторов.

Все изменения в метаболизме и передвижении веществ, участвующих в регуляции цветения растений, связаны с формированием и происходят в органах, взаимодействующих между собой. Переход к цветению различных биотипов высших растений наступает после прохождения этапа ювенильного состояния, когда у семян формируются вегетативные органы и у них возникает способность к восприятию действия факторов внешней среды и к взаимодействию органов, обуславливающих наступление цветочно-спелого состояния.

После того как было доказано, что у фотопериодически чувствительных видов органами, воспринимающими фотопериодическое воздействие, являются листья, а ответная реакция происходит в стеблевых почках, стало возможным разграничение фотопериодического процесса, приводящего к цветению, на две фазы: листовую, или собственно фотопериодическую индукцию, и стеблевую, или эвокацию цветения. У фотопериодически нейтральных видов в отличие от фотопериодически чувствительных процесс перехода к цветению не разграничивается на 2 последовательно идущие фазы, а происходит одновременно в листьях и стеблях вдоль по главной оси стебля в соответствии с физиологическим градиентом и зависит преимущественно от возрастных изменений. Следовательно, у этих видов проявляется регуляция цветения не фотопериодическая, а возрастная, которая приводит к эвокации цветения.

В настоящем заключении дается общая морфофизиологическая картина регуляции зацветания растений, которая осуществляется в двух направлениях: 1) инициации, состоящей из индукции и эвокации, и 2) ингибции, состоящей из задержки индукции и торможения эвокации. Баланс этих регуляторных систем, работающих в двух направлениях, приводит в конечном итоге к флоральному морфогенезу (см. схему).



ИНДУКЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ

Индукция цветения бывает двух типов: 1) экологическая, т. е. связанная в большей мере с воздействием факторов внешней среды, и 2) эндогенная, т. е. связанная в большей мере с возрастными изменениями и с воздействием одних частей организма на другие.

Среди факторов внешней среды, создающих экологическую обстановку, наиболее сильное влияние на цветение растений оказывают свет и температура. Таким образом, существуют индукции фотопериодическая; световая, основанная на влиянии интенсивности и качества света; термопериодическая и другие. Наиболее выраженной и хорошо изученной является фотопериодическая индукция.

Эндогенная индукция также протекает в определенных условиях внешней среды, но доминирующее значение здесь имеют возрастные изменения, в результате возникает градиент цветочно-спелого состояния вдоль главной оси стебля растений. Наиболее выраженной и хорошо изученной является эндогенная индукция у фотопериодически нейтральных видов.

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ ИНДУКЦИЯ

Фотопериодическая индукция складывается из процессов, начинающихся в рецепторных органах — листьях и заканчивающихся в стеблевых почках. Эти процессы имеют гормональную природу и связаны с образованием двух групп гормонов цветения: гиббереллинов, влияющих на формирование цветочных стеблей, и антезинов, влияющих на формирование цветков. Образование комплекса гормонов цветения — флоригена в процессе индукции у короткодневных и длиннодневных видов идет по-разному. У короткодневных видов, постоянно содержащих гиббереллины, индукция на коротком дне связана с образованием в листьях антезинов, которые передвигаются в стеблевую почку, где сочетаются с гиббереллинами и образуют гормональный бикомпонентный комплекс — флориген. У длиннодневных видов, постоянно содержащих антезины, индукция на длинном дне связана с образованием гиббереллинов, которые передвигаются в стеблевую почку, сочетаются в ней с антезинами и образуют тот же комплекс (рис. 261).

К такому выводу о различных путях образования одного и того же гормонального комплекса — флоригена у короткодневных и длиннодневных видов нас привели представление о двухфазности цветения и гипотеза флоригена как бикомпонентного комплементарного комплекса гормонов цветения.

Концепция о двух фазах цветения растений дала возможность подойти к решению основной загадки фотопериодизма — диаметрально противоположной реакции длиннодневных и короткодневных видов на длину дня. Цветение — основной критерий фотопериодической реакции, но в приложении к этим двум группам этот критерий различен, так как критической фазой цветения у длиннодневных видов является первая фаза образования цветочных стеблей, которая осуществляется только на длинном дне, а у короткодневных видов — вторая фаза образования цветков, которая происходит только на коротком дне.

Короткодневный вид

Длиннодневный вид

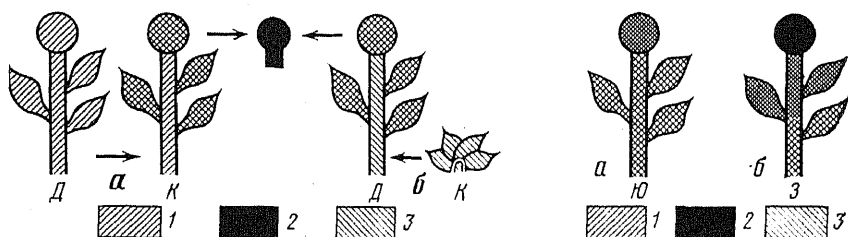


Рис. 261. Фотопериодическая индукция

а — синтез гормонов цветения в листьях и стеблях: гиббереллинов и антезинов у короткодневного вида; б — синтез гормонов цветения у длиннодневного вида; в центре — образование гормонов цветения — флоригена в апексе, одинаковое у обоих видов; 1 — гиббереллины, 2 — флориген, 3 — антезины

Рис. 262. Возрастная индукция

а — синтез гормонов цветения — гиббереллинов и антезинов — у фотопериодически нейтрального вида в стеблях и листьях в ювенильной фазе; б — образование комплекса гормонов цветения — флоригена в апексе в фазе зрелости; 1 — гиббереллины, 2 — флориген, 3 — антезины; Ю — ювенильная фаза, З — фаза зрелости

Таким образом, у длиннодневных видов уже в фазу индукции идет формирование и рост цветочных стеблей под влиянием синтезируемых в листьях гиббереллинов, тогда как у короткодневных видов стебли формируются на любой длине дня, а в фазу индукции в листьях синтезируются антезины.

Комплементарность гормонов цветения у короткодневных видов заключается в сочетании гиббереллинов, имеющих у них на любой длине дня в соответствии с автономным механизмом регуляции цветения, и антезинов, возникающих в листьях в результате функционирования индуцированного механизма, т. е. под влиянием короткого дня. В противоположность этому комплементарность гормонов цветения у длиннодневных видов складывается из сочетания антезинов, имеющих у них на любой длине дня в соответствии с автономным механизмом регуляции цветения, и гиббереллинов, возникающих в листьях в результате функционирования индуцированного механизма, т. е. под влиянием длинного дня. В обоих случаях в апексах растений возникает бикомпонентный гормональный комплекс — флориген.

Имеющиеся доказательства в отношении двух групп гормонов цветения, которые составляют комплекс флоригена, различны. Относительно гиббереллинов известны способы их выделения из растения, химическая природа и структура, экспериментально доказана их функция как гормонов-регуляторов в индукции цветения многих растений. Относительно антезинов неизвестны их химическая природа и структура, а представление о них основано на многочисленных данных, полученных путем биологических реакций. Среди этих реакций существенными представ-

ляются результаты опытов по зацветанию вегетирующих короткодневных растений в условиях длинного дня или непрерывного света под влиянием привоев — облиственных побегов или изолированных листьев, индуцированных коротким днем, и данные по изучению путей и скорости передвижения меченых ассимилятов из индуцированных листьев в побеги растений. Наибольшее значение имеют опыты с экстрактами из листьев индуцированных растений табака Мамонт и вегетирующих растений табака Сильвестрис, обладающими стимулирующим действием на заложение цветочных зачатков у проростков и на цветение у семян мари красной на длинном дне.

ВОЗРАСТНАЯ ИНДУКЦИЯ

Возрастная индукция состоит из процессов, протекающих во всех органах растения (листьях, стеблях и стеблевых почках) и связанных с возрастными изменениями. Взаимодействие частей организма при возрастной индукции проявляется в возникновении градиента цветения по главной оси стебля растений.

Зацветание фотопериодически нейтральных видов зависит от возраста и подчинено явлению физиологического градиента. Листья нейтральных видов не оказывают специфического влияния на зацветание побегов. Таким образом, если генератором цветения фотопериодически чувствительных видов является стимул, возникающий в листьях в условиях благоприятной длины дня и передвигающийся в стеблевую почку, то генератором цветения нейтральных видов является стимул, возникающий в листьях и стеблях на любой длине дня в результате возрастных изменений по градиенту вдоль главной оси стебля. При этом у разных растений имеется разный порядок цветения. У одних растений зацветание начинается от верхнего яруса к нижнему (табак, махорка, подсолнечник), у других — от нижнего яруса к верхнему (хлопчатник, томаты).

Образование гормонов — гиббереллинов и антезинов — у фотопериодически нейтральных видов табака, как и у других нейтральных растений, по-видимому, происходит на любой длине дня, а распределение их осуществляется на основе градиента по оси главного стебля в акропетальном направлении. У растений, находящихся в ювенильной фазе, образование гормонов происходит медленно; оно усиливается у растений, находящихся в фазе зрелости, и в стеблевой почке возникает гормональный бикомпонентный комплекс — флориген (рис. 262).

Существенно, что в опытах с прививками длиннодневного табака Сильвестрис и короткодневного табака Мамонт на подвои фотопериодически нейтрального табака Трапезонд привои фотопериодически чувствительных видов зацветали в условиях неблагоприятной длины дня за счет гормональных веществ, поступающих из подвоев.

Следовательно, возрастная индукция приводит к возникновению у фотопериодически нейтральных видов такого же гормонального комплекса — флоригена, как и фотопериодическая индукция у короткодневного и длиннодневного видов.

ЭВОКАЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ

Возникновение в стеблевой почке бикомпонентного комплементарного комплекса гормонов цветения — флоригена знаменует собой начало процессов эвокации цветения, заканчивающейся образованием флоральных бугорков. Таким образом, флориген является конечным звеном в цепи реакций индукции и начальным звеном в цепи реакций эвокации цветения. Если процессы, лежащие в основе индукции цветения, связаны с биосинтезом, распределением и функциональной деятельностью фитогормонов, то процессы, лежащие в основе эвокации, связаны с первичными изменениями в клетках апикальной меристемы, изменениями нуклеинового и белкового обменов, синтезом специфических информационных нуклеиновых кислот и синтезом качественно новых, так называемых репродуктивных белков (рис. 263).

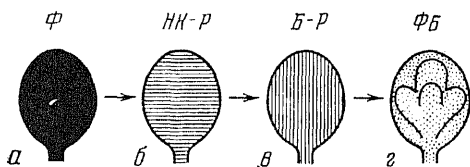


Рис. 263. Эвокация

Последовательные периоды эвокации в апексах: а — образование флоригена, б — синтез репродуктивных нуклеиновых кислот (НК-Р), в — синтез специфических, так называемых репродуктивных белков (Б-Р), г — формирование флоральных бугорков (ФБ)

Физиологические и структурные изменения апексов, происходящие при эвокации цветения, имеют общий характер у растений различных биотипов, в том числе короткодневных, длиннодневных и фотопериодически нейтральных видов.

Так, в опытах с рудбекией и периллой были выявлены структурные зоны апекса как мишени действия отдельных компонентов флоригена — медуллярная как место действия гиббереллинов и центральная как место действия антезинов. При этом у растений обоих видов сначала усиливается митотическая активность клеток медуллярной, а затем центральной зоны, т. е. наблюдается последовательность активации клеточных делений в разных зонах апекса.

С началом действия флоригена усиливается митотическая активность в результате перехода большей популяции клеток стеблевого апекса из постсинтетической фазы в фазу митозов; при этом в клетках обнаруживается целый ряд изменений, связанных с активацией синтеза ДНК, РНК, белков, а также с активацией энергетических процессов. Сравнительное изучение белковых спектров стеблевых апексов индуцированных растений длиннодневной рудбекии двуцветной и короткодневной периллы

красной показало, что они отличаются от апексов неиндуцированных растений появлением специфических, предположительно репродуктивных белков. Затем начинается формирование самых первых зачатков цветков — наступает флоральный морфогенез.

Таким образом, эвокационные изменения имеют универсальный, общий характер для видов с разной фотопериодической реакцией для различных биотипов. Основу эвокации составляют индуцированный флоригеном синтез специфических РНК и образование специфических белков, которые, вероятно, участвуют в первичных структурных изменениях, ведущих в дальнейшем к формированию цветочных органов.

Эвокация является той фазой регуляции цветения, в которой генетическая программа вегетативного направления развития сменяется генетической программой генеративного направления развития.

ИНГИБИЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ

Цветение, как и любой процесс развития, регулируется не только факторами, вызывающими и стимулирующими его инициацию, но и факторами, задерживающими и вызывающими его ингибицию.

Факторами ингибиции являются как трофические вещества, так и компоненты гормонально-ингибиторной системы, которые оказывают ингибирующее действие на индукцию и тормозящее действие на эвокацию цветения. В связи с тем что индукция цветения у короткодневных, длиннодневных и нейтральных видов растений осуществляется разными путями, факторы ингибиции у них различны, а среди компонентов гормонально-ингибиторной системы имеются вещества, действующие антагонистично гиббереллинам, антезипам и общему комплексу флоригена. Эвокация же растений имеет общую природу для самых различных биотипов и факторы торможения ее, в частности синтеза специфических пуклейновых кислот и белков, у всех видов одинаковы (рис. 264).

Ингибирование цветения было показано в самых ранних опытах, когда на растениях короткодневных видов — хризантемы и периллы — изучалось одновременное влияние короткого дня на одни листья и длинного дня на другие. Впоследствии у растений длиннодневных видов — шпината, рудбекии и горчицы — было установлено задерживающее влияние листьев, находящихся на коротком дне, на цветение побегов. Взаимодействие веществ, возникающих в листьях на благоприятной длине дня и стимулирующих цветение, и веществ, возникающих на неблагоприятной длине дня и задерживающих цветение, происходит не на путях их передвижения по стеблю, а непосредственно в стеблевых почках. На это указывают опыты с растениями периллы красной: если у них короткодневные и длиннодневные листья находятся на разных половинках стебля, расщепленного

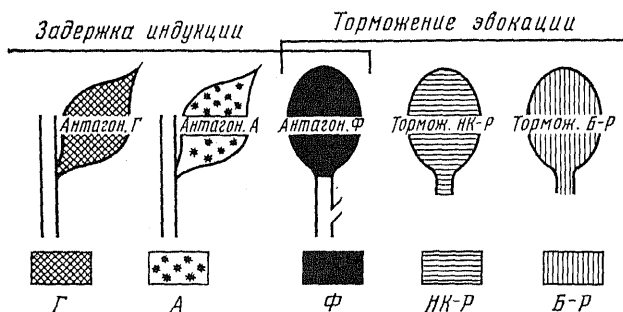


Рис. 264. Ингибция

См. объяснение в тексте

от основания до верхушки, то эффект их на формирование цветков верхушкой был такой же, как у цельных растений с нерасщепленным стеблем.

В других опытах было выяснено, что у периллы задерживающее цветение действие длиннодневного листа ослабевает при снижении интенсивности света, совершенно исчезает при экспозиции листа в темноте и может быть полностью заменено введением через срезанный черешок или листовой след раствора сахарозы. У длиннодневного вида — рудбекии раствор сахарозы не оказывает задерживающего действия на стрелкование и бутонизацию побега. Вместе с тем было установлено, что цветение длиннодневных видов — пшеницы, овса, горчицы — задерживается при внесении в субстрат высокой дозы азотсодержащих соединений, и, наоборот, цветение короткодневных видов — проса, периллы — в этих условиях ускоряется.

Все эти опыты показывают, что трофические вещества могут в определенных условиях ингибировать цветение, при этом они в различных соотношениях по-разному влияют на цветение короткодневных и длиннодневных видов. Их влияние охватывает всю индукцию, включая образование гормонального комплекса флоригена.

Веществами, действующими антагонистично гиббереллинам, являются из фитогормонов — АБК, из синтетических препаратов — ретардант ССС. Они задерживают формирование стеблей и цветение длиннодневных видов — рудбекии, капусты абиссинской и шпината, ускоряющих стеблеобразование и цветение под влиянием гиббереллинов. Веществами, действующими антагонистично антезинам, по-видимому, являются ауксины, которые вызывают задержку цветения короткодневных видов — периллы и других, а также ингибиторы стероидного обмена, которые вызывают задержку цветения у других короткодневных видов — дурнишника и ипомеи.

На основании опытов с взаимными прививками табаков, относящихся к разным фотопериодическим группам, делаются

предположения о возможности образования в растениях комплекса задерживающих цветение веществ — антифлоригена.

Вещества, антагонистичные по отношению к главным группам гормонов, индуцирующим цветение, — гиббереллинам и антезином, могут действовать двояко: 1) ингибировать биосинтез гормонов в листьях и стеблях и их транспорт по растению, и тогда ингибция приходится на фазу индукции, 2) тормозит включение фитогормонов в процессы, происходящие в апексах, и тогда торможение приходится на фазу эвокации. В связи с этим важно упомянуть, что абсцизины в условиях модельных опытов подавляют синтезы РНК и белков.

В фазу индукции задерживающее действие, вызванное отдельными антагонистами гиббереллинов и антезинов, дает суммарный эффект по отношению ко всему гормональному комплексу флоригена. В фазу эвокации воздействие тормозящих веществ проявляется через влияние их на синтез ДНК, РНК и белков и приводит к переключению синтеза репродуктивных белков на синтез белков, вызывающих формирование листовых зачатков.

Таким образом, ингибция цветения может проходить по тем же основным фазам, что и инициация цветения, т. е. через влияние на индукцию и эвокацию.

Вещества, антагонистичные по своему действию гормонам цветения, не обязательно специфичны и имеют различное химическое строение. Торможение эвокации также не является процессом специфическим, так как самые различные воздействия на растения могут переключить подачу генетической информации с репродуктивного на вегетативный путь.

Следовательно, можно считать, что факторы инициации цветения специфичны, тогда как факторы ингибции такой специфичностью не обладают.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ТРОФИЧЕСКИХ, ГОРМОНАЛЬНЫХ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ

Переход высших растений к цветению является кардинальным процессом, обеспечивающим дальнейшее продолжение жизненного цикла и сохранение потомства через семенное или вегетативное размножение. В связи с этим приспособительные реакции цветения различных биотипов растений к экологической обстановке в различных местах отличаются большим разнообразием.

Открытие фотопериодизма и изучение фотопериодической реакции цветения показали, что эта реакция имеет приспособительный характер и служит растениям для переживания неблагоприятных условий внешней среды. Генезис длиннодневных видов из нейтральных шел через утрату ими способности к формированию стеблей в условиях осеннего короткого дня для переживания суровой зимы; генезис короткодневных видов

из нейтральных шел через утрату ими способности к образованию цветков в условиях весеннего длинного дня для переживания последующего летнего периода тропических дождей или длительной засухи.

Так возникло представление о двухфазности цветения высших растений: первой фазы — формирования цветочных стеблей со свойственным ей метаболизмом и второй фазы — образования цветков со специфическим для нее обменом веществ. Этой двухфазности цветения соответствует представленная здесь картина инициации цветения растений, состоящая из двух фаз: индукции, в процессе которой у всех растений в листьях и стеблях идет образование гормонального комплекса флоригена и одновременно у розеточных растений длиннодневных видов происходит формирование цветочных стеблей; и эвокации, в процессе которой в апексах идет индуцированный флоригеном синтез специфических РНК и белков, заканчивающийся флоральным морфогенезом.

Таким образом, при переходе к цветению высшее растение выступает как морфологически и физиологически целостный организм во взаимодействии всех своих органов.

Под влиянием условий внешней среды возникает целая цепь событий, в которой основную роль играют внутренние факторы: трофические, гормональные и генетические.

В кратком выражении эта цепь может быть представлена таким образом: внешние воздействия — изменения в метаболизме — влияние на активность генетического аппарата — синтез специфических РНК и белков — цветение. И если раньше как основные движущие силы, подводящие к переходу растений к цветению, утверждались гормональные вещества, позднее трофические и гормональные факторы, а затем гормональная и генетическая регуляция, то теперь мы подходим к утверждению о том, что такими движущими силами зацветания растений являются все три взаимодействующие системы — гормональная, трофическая и генетическая.

РЕТРОСПЕКТИВА И ПЕРСПЕКТИВА ГОРМОНАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Рассматривая настоящую книгу в целом, следует сказать, что изложенные в ней ранние представления о внутренней природе процессов зацветания растений явились капитальным исходным фундаментом для последующих исследований, а современные представления подытоживают результаты этих исследований и намечают новые пути поисков и изысканий. Поэтому они, собственно, являются как бы рамками той картины событий, которые разворачивались на протяжении полувекowego периода и участниками которых являлись многие исследователи, проявившие высокое искусство эксперимента, научную фантазию и строгое критическое мышление.

Эти события протекали в 30—50-е годы сравнительно медленно, но широким фронтом развернулись в 60—80-е годы, после того как многими учеными были решены проблемы соотношения внешних и внутренних факторов цветения и взаимодействия органов в растении как целостном индивидууме, а также вскрыты движущие силы развития растительных организмов.

Роль внешней среды в развитии растительных организмов чрезвычайно велика: природа постоянно дает нам красочные картины изменений, совершающихся в растительном и животном мире в различные времена года, а многочисленные опыты вскрывают исключительно интересные и тонкие связи между ходом изменений внешних условий и внутренними процессами. Однако центр тяжести процессов онтогенеза и генеративного развития лежит не во внешней среде, а внутри самих растений и источником их саморазвития являются движущие силы, возникающие в тех основных противоречивых процессах, которые определяют их существование и развитие. В онтогенезе — это ассимиляция и диссимиляция, физиологические изменения и формообразовательные процессы, старение и омоложение, вегетативный рост и репродуктивное развитие; в филогенезе — наследственность и изменчивость; в эволюции — филогенез и онтогенез [Чайлахян, 1959б].

Прогрессу учения о цветении растений в 60—80-е годы способствовали как разносторонние и углубленные исследования природы внутренних факторов цветения, так и разработка новых методов и подходов. Появились многочисленные экспериментальные и обзорные статьи, были опубликованы книги, в которых приводились и обобщались многочисленные новые факты и теоретические положения: капитальный обзор по цветению растений Ланга [Lang, 1965], «Основные закономерности онтогенеза высших растений» М. Х. Чайлахяна [1958а], «Контроль цветения растений» под редакцией и с вступительной статьей Эванса [Evans, 1969], «Цветение растений и его фотопериодическая регуляция» Н. П. Аксеновой, Т. В. Бавриной, Т. Н. Константиновой [1973], «Фотопериодизм растений» Вайнс-Пру [Vince Pure, 1975], «Цветение растений» Бернье, Кинет и Сакса [Bernier, Kinet, Sachs, 1981], «Пол растений и его гормональная регуляция» М. Х. Чайлахяна и В. Н. Хрянина [1982] и др.

Значительную роль в прогрессе учения о цветении растений сыграли конференции Международной ассоциации по ростовым веществам, созываемые через каждые 3 года, на которых в последние 20 лет наряду с веществами, регулирующими рост, рассматривались и вещества, регулирующие процессы развития, в частности процессы цветения растений — в Канаде (Оттава, 1967), в Австралии (Канберра, 1970), в Японии (Токио, 1973), в Швейцарии (Лозанна, 1976), в США (Мэдисон, 1979), в Англии (Абериствис, 1982), в ФРГ (Гейдельберг, 1985). За этот же период времени международные конференции по регуляторам

роста и развития растений созывались в ГДР (Росток, 1966; Галле, 1977), в Индии (Калькутта, 1967), в Болгарии (София, 1970, 1975; Варна, 1981; Пампорово, 1986), в Чехословакии (Либлице, 1971, 1977, 1984). Заметной вехой в развитии учения о регуляции цветения явилась международная специальная конференция во Франции (Жиф-Сюр-Иветт, 1978), посвященная только проблемам цветения во всем их разнообразии — стимуляция, восприятие и передача сигналов, фотопериодизм и фитохром, эволюция, механизмы и энергетика, генетические системы.

Как правило, основные доклады всех этих конференций публиковались отдельными книгами и вся эта замечательная коллекция явилась ярким показателем широкого фронта исследований в международном масштабе в области регуляции цветения высших растений.

Сейчас открываются широкие и заманчивые перспективы дальнейших теоретических изысканий в области изучения роли гормональных, трофических, генетических факторов, а также электрофизиологических импульсов, мембранных процессов и комплексных изменений физиологического состояния в регуляции цветения. Значительные открытия в области молекулярной биохимии и генетики делают особенно перспективными исследования гормональной регуляции перехода растений от вегетативного морфогенеза к флоральному — как регуляции, осуществляемой на генном уровне.

Одновременное и комплексное изучение индуцированной и автономной регуляции цветения сейчас особенно необходимо в связи с этими последними достижениями биологической науки: индуцированной регуляции — потому что гормоны являются индукторами, влияющими на определенные звенья наследственного механизма, автономной регуляции — потому что эти звенья как раз и определяют тот или иной ход работы наследственного механизма. В этой связи можно допустить аналогию, которая, не имея силы прямого аргумента, помогает нам яснее представить себе картину взаимоотношения факторов внешней среды, гормональных эффекторов и факторов генетических: как на пианино при полном наборе клавиатуры искусные руки пианиста приводят в движение определенные клавиши и их сочетания и рождается и звучит красивая мелодия, так и в геноме растений внешние факторы, а затем и внутренние гормональные эффекторы приводят в действие определенные гены и их сочетания, и растения ведут свою жизненную симфонию.

Проблема регуляции высших растений имеет не только теоретический, познавательный интерес, но и большое практическое значение. Если отвлечься от часто встречающегося представления о науке о цветах, как изящной науке (*Scientia grāciosa*), доставляющей нам эстетическое удовольствие, мы вплотную подойдем к тому, что в действительности это наука о самых важных жизненных интересах человечества, ибо дальнейший шаг метаморфоза цветков — это образование семян и плодов,

это хлеб и пища людей. В более широком плане, если иметь в виду органы вегетативного размножения — клубни, луковицы, корнеплоды, это главный источник существования животного мира и человека.

С давних пор человечество мечтает о жизни, полной изобилия, которое может дать растительный и животный мир. Созвучна этим мечтаниям фантазия известного английского романиста Герберта Уэллса. Она увлекла его в вымышленную страну, где ученые открыли таинственное вещество «гераклеофорбию», с помощью которого людям удавалось выращивать растения и животных гигантских размеров. Долгие годы эта изумительная «пища богов», как называл ее фантаст, так и оставалась несбыточной мечтой, пока не были открыты вещества гормональной природы — гиббереллины, регулирующие рост и цветение растений, и другие фитогормоны и физиологически активные соединения, и реальные очертания приобрела «пища богов», переведенная в наше время на строгий язык биологии и химии.

Мы являемся свидетелями того, как учение о регуляторах роста и развития, примененное в широких масштабах на различных сельскохозяйственных культурах, приводит к эффективному увеличению их урожайности. Наряду с агротехникой и ее приемами — обработка почвы, орошение, применение удобрений — выросла фитотехника и увеличилось значение ее приемов: непосредственная обработка растений регуляторами роста и развития и их техническая формовка.

От лабораторных исследований в области гормональной теории роста и развития растений до разработки практических приемов повышения урожайности сельскохозяйственных культур прошел интенсивный период изысканий и вложены большие усилия ученых многих стран. И это утверждает справедливую идею о том, что нет ничего более практичного, чем хорошо разработанная теория.

Фитогормоны и другие регуляторы роста и развития играют существенную роль в фотосинтезе, влияя на распределение продуктов фотосинтеза в растениях. Это влияние осуществляется через фотопериодизм и реакции на другие условия внешней среды.

Известно, что урожай растений обычно складывается из продуктов фотосинтеза, за вычетом убыли органических веществ в результате дыхания и опадения частей растения. Но это, собственно, урожай органической массы, а не хозяйственно-ценный урожай. Для человека же важен урожай того ценного продукта, ради которого возделывается культура: у зерновых — зерно, у овощных — плоды, корнеплоды и зелень, у кормовых — масса стеблей, побегов и листьев, у клубненосных — клубни, у луковичных — луковицы, у декоративных — цветы и т. д. С давних времен человек отчетливо представляет себе различие между урожаем всей органической массы и хозяйственно-ценным урожаем; это нашло отражение в старинной русской народной

сказке, где крестьянин твердо знает, с какого растения ему получить «вершки», а с какого — «корешки».

При посеве северных сортов пшеницы, ячменя и овса в низких широтах получался большой урожай травы, но без зерна, точно так же при посеве позднеспелых сортов проса, кукурузы и сорго в высоких широтах получался богатый урожай листьев и сочных стеблей, но зрелого зерна не было. Эти и многие другие факты свидетельствуют о том, что величина урожая растений связана не только с продуктивностью фотосинтеза, но и с распределением его продуктов в растении, а в этом распределении важную роль играют фотопериодизм и регуляция цветения и репродуктивного развития.

Цветение растений является, пожалуй, наиболее интегральным процессом в жизнедеятельности растений, а следовательно, и наиболее загадочным и сокровенным. Тайна цветения, наглухо закрытая в прошлом и волнующая воображение людей бесчисленным разнообразием красок и форм цветков и соцветий, еще не раскрыта, но уже намечены пути к ее распознаванию, по которому идут и еще пойдут многие, посвятившие себя работе в этой увлекательной области науки.

ЛИТЕРАТУРА

- Агниян А. А. Диалектика процессов яровизации у семян озимой ржи, собранных в различных фазах эмбриогенеза // Изв. АН АрмССР. 1950а. Т. III. С. 295–307.
- Агниян А. А. Яровизация семян в зависимости от их эмбрионального развития // Агробиология. 1950б. С. 57–66.
- Агнетишкова В. Н. Определение гибберелловой кислоты по ростовой реакции проростков // Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М.: Наука, 1966. С. 93–99.
- Азизбекова Н. Ш., Миллева Э. Л., Лобова Н. В., Чайлахян М. Х. Влияние гиббереллина и кинетина на формирование цветочных органов шафрана // Физиология растений. 1978. Т. 25. С. 603–609.
- Азизбекова Н. Ш., Миллева Э. Л., Чайлахян М. Х. Действие гиббереллина на функциональную активность спящих почек шафрана посевного // Физиология растений. 1982. Т. 29. С. 1164–1182.
- Аксенова Н. П. Влияние длины дня на активность оксидаз у растений // Физиология растений. 1963. Т. 10. С. 166–174.
- Аксенова Н. П. Действие цианида на развитие рудбекии и периллы в условиях различной длины дня // Физиология растений. 1966. Т. 13. С. 265–268.
- Аксенова Н. П. Фотопериодическая индукция цветения // Успехи современной биологии. 1972. Т. 73. С. 270–274.
- Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н. Цветение и его фотопериодическая регуляция // М.: Наука, 1973. 295 с.
- Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н. Некоторые вопросы регуляции цветения растений // Рост и гормональная регуляция жизнедеятельности растений. Иркутск, 1974. С. 221–231.
- Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н., Чайлахян М. Х. Каллусная модель цветения и перспективы ее изучения // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33. С. 523–538.
- Аксенова Н. П., Константинова Т. Н., Баврина Т. В. Взаимовлияние эксплантатов с вегетативным и генеративным морфогенезом в культуре *in vitro* // Физиология растений. 1979. Т. 26. С. 1215–1218.
- Аксенова Н. П., Константинова Т. Н., Баврина Т. В., Чайлахян М. Х. Взаимодействие света и гормонов в регуляции двух типов репродуктивного морфогенеза // Докл. АН СССР. 1986. Т. 290, № 2. С. 508–512.
- Артамонов В. И. Некоторые аспекты практического использования кинетина // Физиология растений. 1975. Т. 22. С. 1283–1298.
- Бабенко В. И., Инкина А. Г. Влияние температуры и продолжительности дня на органогенез и содержание веществ углеводно-азотной природы у некоторых злаковых растений // Физиология растений. 1970. Т. 17. С. 515–524.
- Баврина Т. В. Влияние длительной темноты на пигментный аппарат нейтральных, длиннодневных и короткодневных видов // Докл. АН СССР. 1966. Т. 167. С. 464–467.

- Баврина Т. В., Аксенова Н. П., Константинова Т. Н. К вопросу об участии фотосинтеза в фотопериодизме // Физиология растений. 1969. Т. 16. С. 381—391.
- Баврина Т. В., Аксенова Н. П., Константинова Т. Н. и др. Влияние ингибиторов синтеза РНК и белка на образование вегетативных и цветочных почек в культуре *in vitro* // Физиология растений. 1982. Т. 29. С. 393—396.
- Баврина Т. В., Голяновская С. А., Константинова Т. Н., Аксенова Н. П. Особенности метаболизма РНК у стеблевых каллусов табака с вегетативным и генеративным типом морфогенеза // Физиология растений. 1976. Т. 23. С. 1003—1009.
- Баврина Т. В., Константинова Т. Н., Аксенова Н. П. Морфогенез стеблевых каллусов у трех сортов табака // Физиология растений. 1973. Т. 20. С. 668—676.
- Баврина Т. В., Поле П., Аксенова Н. П., Константинова Т. Н., Чайлахян М. Х. Влияние фитогормонов, фенилаланина и рутина на морфогенез изолированных почек и каллусов табака Трапезонд // Физиология растений. 1978. Т. 25. С. 600—603.
- Баврина Т. В., Фиогино Н. П., Чайлахян М. Х. Выявление антигенов-маркеров вегетативных и репродуктивных органов у табака *in vivo* и *in vitro* // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. С. 1009—1014.
- Балыкова М. А., Живухина Г. М. Динамика гиббереллиноподобных веществ в разных органах растений в ходе онтогенеза // Рост растений и пути его регулирования. М., 1976. С. 47—53.
- Баранов Н. И., Лобов В. П. Дозаривание зеленых плодов томатов с помощью ростовых активных веществ // Регуляторы роста и развития растений. М.: Наука, 1981. С. 227—228.
- Баснаков Ю. А., Шаповалов А. А. Регуляторы роста растений. М.: Знание, 1982. № 6. 64 с.
- Беликов П. С., Моторина М. В., Курьова Е. В. Кратковременная активация фотосинтеза как проявление раздражимости у растений // Изв. ТСХА. 1962. С. 47—60.
- Бернье Г., Кине Х. М., Сакс Р. Переход к репродуктивному развитию // М.: Агропромиздат, 1985. Т. 1. 191 с.; Т. 2. 317 с.
- Бирюков С. В., Бабенко В. И. Ускорение яровизации озимой пшеницы при выращивании в контролируемых условиях // Селекция и семеноводство. 1975. № 4. С. 27—28.
- Благовещенский А. В. Биохимические основы эволюции организмов // Соц. реконструкция и наука. 1935. С. 10—21.
- Благовещенский А. В. Биохимические основы эволюционного процесса у растений // М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 271 с.
- Благовещенский А. В. Биохимия трудного прорастания семян // Тр. ГБС АН СССР. 1953. Т. 3. С. 3—58.
- Бородин И. Н. Влияние азотистого и минерального питания на выколашивание ячменя и проса при различной длине дня // Тр. по прикл. ботанике, генетике, селекции. 1931. Т. 5. С. 171—193.
- Ботаниковский В. В. О фотопериодической реакции у *Perilla ocymoides*. // Ботан. журн. 1934. Т. 19. С. 5—10.
- Бочарова М. А., Трунова Т. И., Шаповалов А. А., Баснаков Ю. А. Влияние картолина на морозостойкость озимой пшеницы // Физиология растений. 1983. Т. 30. С. 360—364.
- Бояркин А. Н., Дмитриева М. И. Биологическая проба на гиббереллин // Физиология растений. 1959. Т. 6. С. 741—748.
- Бутенко Р. Г. Интенсивность синтеза нуклеопротеидов в верхушках стеблей сои и люпина на различной длине дня // Биология нуклеинового обмена у растений. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 13—17.
- Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М.: Наука, 1964. 272 с.
- Бутенко Р. Г. Физиология клеточных культур, состояние и перспективы // Физиология растений. 1978. Т. 25. С. 1009.
- Бутенко Р. Г., Кучко А. А. Получение межвидового соматического гибрида

- картофеля методом слияния изолированных протопластов // Докл. АН СССР. 1979. Т. 247. С. 491–495.
- Бутенко Р. Г., Чайлахан М. Х. Влияние производных пукленового обмена на рост и цветение ипомеи (*Pharbitis nil* Choisy) // Докл. АН СССР. 1964. Т. 141. С. 1239–1249.
- Вавилов Н. И. Научные основы селекции пшеницы. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 244 с.
- Вавилов Н. И. Мировые ресурсы хлебных злаков: Пшеница М.; Л.: Наука, 1964. 123 с.
- Вавилов Н. И., Кузнецова Е. С. О генетической природе озимых и яровых растений. Саратов, 1921. 25 с.
- Васильев П. М. О факторах яровизации озимых растений // Докл. АН СССР. 1934. Т. 3. С. 533–536.
- Васильев П. М. Зимовка растений. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 308 с.
- Ван дер Вил Р., Мейер Т. Свет и рост растений. М.: Изд-во с.-х. лит., журн. и плакатов, 1962. 200 с.
- Верзилов В. Ф., Каспарян А. С. Действие гиббереллинов на декоративные растения. М.: Наука, 1968. 64 с.
- Володарский Н. И. Влияние азотистого питания на накопление белков и углеводов в разных типах табака // Тр. Краснодар. ин-та пищ. пром-сти. 1947. С. 81–83.
- Вольнец А. П., Пальченко Л. А. Определение гиббереллинов в растительном материале // Физиология растений. 1976. Т. 23. С. 635–639.
- Воскресенская Н. П. Фотосинтез и спектральный состав света. М.: Наука, 1965. 311 с.
- Воскресенская Н. П. Фоторегуляторные аспекты метаболизма растений: 38-е Тимирязев. чтение. М.: Наука, 1979. С. 3–47.
- Гамбург К. З. Регулирование роста стебля гороха с помощью хлорхолинхлорида и гиббереллина // Физиология и биохимия культ. растений. 1973. Т. 3. С. 49–54.
- Гамбург К. З., Кулаева О. Н., Муромцев Г. С., Прусакова Л. Д., Чкаников Д. И. Регуляторы роста растений. М.: Колос 1979. 246 с.
- Гамбург К. З., Лубнин В. Ф., Палкин Ю. Ф., Салеев Р. К. Томаты в Сибири: новые возможности // Земля сибирская, дальневосточная. 1982. № 12. С. 25–26.
- Героун В. Некоторые аспекты взаимодействия между растением и насекомым и биологические функции изопренов // Успехи биохимии. 1974. Т. 43. С. 148–180.
- Глеба Ю. Ю., Хоффманн Ф. *Arabidobrassica*: новые гибридные растения, полученные слиянием протопластов // Тез. докл. III Всесоюз. конф. «Культура клеток растений». Абовян. 1979. С. 105–106.
- Голяновская С. А., Баврина Т. В. Изучение рибонуклеазы в связи с вегетативным и репродуктивным морфогенезом у табака Трапезонд // Культура клеток растений и биотехнология. М.: Наука, 1986. С. 132–136.
- Голяновская С. А., Баврина Т. В., Аксенова Н. И., Константинова Т. И. Влияние нормальных и аномальных оснований пукленовых кислот на образование вегетативных и цветочных почек у стеблевых каллусов табака // Тез. докл. III Всесоюз. конф. «Культура клеток растений». Абовян, 1979. С. 116.
- Голяновская С. А., Баврина Т. В., Константинова Т. И., Аксенова Н. И. Суточная динамика синтеза пукленовых кислот и белка у стеблевых каллусов табака Трапезонд с вегетативным и генеративным типом морфогенеза // Физиология растений. 1976. Т. 23. С. 1174–1177.
- Горшков И. С. Из наблюдений по влиянию подвоя на привой и обратно // Тр. Гос. опытно-ботан. питомника им. И. В. Мичурина. Воронеж, 1929. С. 1–11.
- Григорьева Н. Я., Кучеров В. Ф. Полифенольные соединения в листьях табака с различной фотопериодической реакцией // Докл. АН СССР. 1971. Т. 198. С. 1217–1220.
- Григорьева Н. Я., Кучеров В. Ф., Ложникова В. Н., Чайлахан М. Х. Гиббе-

- релинны и родственные им вещества. IV. Гиббереллины и гиббереллин-поподобные вещества из листьев *Nicotiana tabacum* // Химия природных соединений. 1969. С. 296–304.
- Григорьева Н. Я., Кучеров В. Ф., Ложникова В. Н., Чайлазян М. Х. Эндогенные гиббереллины и фотопериодическая реакция различных видов табака // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32. С. 3–12.
- Гринченко А. А. Применение ретардантов в растениеводстве // Итоги науки и техники. Сер. растениеводство. М., 1983. С. 197.
- Гужов Ю. Л. Короткостебельные мексиканские сорта яровой пшеницы и их роль в увеличении производства зерна // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1973. С. 819–841.
- Гукасян П. А. Реакция верхушечных меристем длиннодневных и короткодневных видов на воздействие фотопериодом и гиббереллином // Онтогенез. 1970. Т. 1. С. 616–624.
- Гукасян П. А., Милыева Э. Л. Изменение ультраструктуры ядер в стеблевых апексах рудбекии двуцветной при переходе к цветению // Физиология растений. 1983. Т. 30. С. 123–129.
- Гукасян П. А., Милыева Э. Л. Изменение ультраструктуры стеблей рудбекии при переходе к цветению // Физиология растений. 1986. Т. 33. С. 374–380.
- Гукасян П. А., Чайлазян М. Х., Милыева Э. Л. Влияние длины дня и гиббереллина на скорость роста, цветение и дифференциацию апексов периллы красной // Физиология растений. 1970. Т. 17. С. 63–70.
- Гунар П. И. Проблема раздражимости растений и ее значение для дальнейшего развития физиологии растений. М.: ТСХА 1953. С. 43–49.
- Гупало П. И. Пути дальнейшего развития теории онтогенеза растений // Успехи соврем. биологии. 1954. Т. 38. С. 111–121.
- Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве М.: Наука, 1969. 252 с.
- Гупало П. И., Литвак А. И. Значение корней для роста побегов картофеля в период прорастания клубней // Докл. АН СССР. 1955. Т. 102. С. 173–175.
- Гэлстон А., Девис П., Сеттер Р. Жизнь зеленого растения М.: Мир, 1983. 290 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора // Собр. соч. в 12-ти томах. М.: Изд-во АН СССР 1939. Т. 3. 831 с.
- Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.: Сельхозгиз, 1941. 497 с.
- Дарвин Ч., Дарвин Р. Способность растений к движению // Собр. соч. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1941. Т. 8. 151 с.
- Деведжян А. Г., Янина Л. И., Чайлазян М. Х., Хажакян Х. К. Регуляция клубнеобразования двух форм картофеля *Solanum chacoense* и *S. chacoense* × *S. ascaule* с помощью физиологически активных соединений // Физиология растений. 1981. Т. 28. С. 933–938.
- Демковский П. И. Материалы по изучению некоторых биохимических явлений, связанных с яровизацией // Бюл. яровизации. 1932. С. 105–108.
- Джеспаридзе Л. И. Пол у растений. Тбилиси: Изд-во ГССР, 1963–1965. I ч. 307 с.; II ч. 302 с.
- Добрунов Л. Г. Физиологические изменения в онтогенезе растений. Алмата: Изд-во АН КазССР, 1956. 251 с.
- Дорошенко А. В., Разумов В. И. Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их происхождением // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1929. Т. 22. С. 219–276.
- Дрозжин П. М. Значение питательных веществ для прохождения стадии яровизации // Яровизация. 1937. С. 70–75.
- Дубровицкая Н. И., Кренке А. Н. О критике теории возрастной цикличности // Успехи соврем. биологии. 1953. Т. 36. С. 64–78.
- Евтушенко Г. А. Рост и развитие табачного растения в зависимости от длины дня // Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1946. 246 с.
- Еремко В. Т. О промежуточном периоде развития и анатомо-морфологи-

- ческих признаках световой стадии у пшеницы // Докл. АН СССР. 1938. Т. 18. С. 603–606.
- Ермолаева Е. Я.* О роли листьев и почек в фотопериодической реакции растений // Сов. ботаника. 1938. С. 92–97.
- Ермолаева Е. Я., Филиппович Л. Н., Шилова М. А.* Передвижение ассимилятов у периллы на разных фазах развития // Эксперим. ботаника. Сер. 4. 1960. Т. 14. С. 73–88.
- Ефейкин А. К.* О зависимости развития боковых побегов от их местоположения на главном стебле // Докл. АН СССР. 1947а. Т. 56. С. 651–654.
- Ефейкин А. К.* К вопросу об обратимости процесса яровизации // Докл. АН СССР. 1947б. Т. 56. С. 95–99.
- Ефейкин А. К.* Меристема и ускорение плодоношения семян путем прививки их на плодоносящее растение // Докл. АН СССР. 1948. Т. 59. С. 471–479.
- Ефейкин А. К.* О роли меристемы в онтогенезе у семенных растений // Ботан. журн. 1957. Т. 42. С. 337–362.
- Жданова Л. П.* Фотопериодическая реакция короткодневных и длиннодневных растений в связи с их возрастом // Докл. АН СССР. 1947. Т. 58. С. 485–488.
- Жданова Л. П.* Значение газового режима при прохождении световой стадии у растений // Докл. АН СССР. 1950. Т. 70. С. 715–718.
- Жданова Л. П.* Влияние длины дня на интенсивность дыхания растений // Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР. 1951. Т. 7. С. 304–315.
- Жданова Л. П.* К вопросу о синтетической деятельности корневых систем // Докл. АН СССР. 1954. Т. 94. С. 337–340.
- Жуков М. С., Чайлалян М. Х., Кочанков В. Г., Сажко М. М.* Влияние гиббереллина на рост, урожай и технологические качества конопли // Гиббереллины и их действие на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 261 с.
- Зайцева А. А.* О зависимости между накоплением хлорофилла и развитием растения // Докл. АН СССР. 1940. Т. 27. С. 854–857.
- Запорожцов М. Н.* Превращения фенольных соединений в растениях, не связанные с гидроксилированием, дегидрированием и окислительным расщеплением // Рост растений: Первичные механизмы. М., 1978. С. 127–146.
- Зильбер Н. А., Абелев Т. И.* Вирусология и иммунология рака. М.: Медгиз, 1952. 458 с.
- Иванов С. Л.* Климатическая изменчивость химического состава растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1937. С. 1789–1800.
- Ивановский Д. И.* Физиология растений. М.: Госиздат, 1925. 451 с.
- Ильин Г. С.* Роль корня табака в синтезе никотина // Физиология растений. 1955. Т. 2. С. 577–581.
- Катеева Н. В., Бутенко Р. Г.* Клональное микроразмножение растений // М.: Наука, 1983. 97 с.
- Катарьян Т. Г., Чайлалян М. Х., Дрбоглав М. А., Кочанков В. Г., Давыдова М. В.* Влияние гиббереллина на плодоношение разных сортов винограда // Гиббереллины и их действие на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 217–225.
- Катунский В. М.* Кратковременные периодические воздействия светом как метод управления развитием растительного организма // Докл. АН СССР. 1936. Т. 3. С. 301–306.
- Катунский В. М.* О зависимости фотопериодической реакции растений от спектрального состава света // Докл. АН СССР. 1937. Т. 15. С. 501–504.
- Катунский В. М.* О приспособительном значении фотопериодической реакции растений // Сб. науч. работ комсомольцев биологов. М.: Изд-во АН СССР, 1939а. С. 5–17.
- Катунский В. М.* Об изменениях фотосинтетической деятельности растений в процессе их роста и развития в связи с проблемой удобрений углекислотой // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1939б. С. 85–102.
- Кегль Ф.* Исследования над растительными ростовыми веществами // Успехи химии. 1936. Т. 5. С. 897.

- Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974. 270 с.
- Кефели В. И., Кислин Е. Н. Газохроматографическое определение абсцизовой и индолил-3-уксусной кислот в растительных тканях // Физиология растений. 1982. Т. 29. С. 407–413.
- Кефели В. И., Ложникова В. Н., Хлопенкова Л. П. и др. Активность фитогормонов и природных ингибиторов в мутантах гороха, различающихся по высоте стеблей // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1973. С. 681–687.
- Кефели В. И., Прусакова Л. Д. Химические регуляторы растений // М.: Знание, 1985. 64 с.
- Киришин Н. К., Стефанович Г. С., Жук М. И. Длина дня как экологический фактор перехода к цветению костра безостого // Экология. 1973. С. 52–60.
- Клебс Г. Произвольное изменение растительных форм // Тимирязев К. А. Собр. соч. М., 1905. Т. 6. С. 293–449.
- Клешиин А. Ф. Значение различных областей спектра физиологической радиации для роста и развития растений // Докл. АН СССР. 1950. Т. 70. С. 891–894.
- Ковалева Л. В., Милева Э. Л., Чайлахан М. Х. Выявление специфического белка в стеблевых апексах короткодневного растения периллы красной при переходе от вегетативного состояния в репродуктивное // Докл. АН СССР. 1981. Т. 260. С. 1513–1516.
- Ковалева Л. В., Хрянин В. Н., Чайлахан М. Х. О специфичности белков при проявлении пола у растений конопля // Докл. АН СССР. 1980. Т. 252. С. 1275–1276.
- Козлова Н. Д., Ермолаева Е. Я., Бауха Н. Влияние гидразида малеиновой кислоты на цветение периллы масличной в условиях длинного дня // Докл. АН СССР. 1960. Т. 130. С. 231–233.
- Коломиец И. А. Биохимия развития генеративных органов и периодичность плодоношения яблони // Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1956. 312 с.
- Коновалов И. Н. Опыт яровизации зародышей семян пшеницы без эндосперма // Докл. АН СССР. 1937. Т. 16. С. 389–391.
- Коновалов И. Н. Об изменении азотистых веществ при яровизации семян и зеленых растений // Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР. 1938. Т. 2. С. 5–20.
- Конопская Л. Н. Содержание цитокининов в семенах гороха при прорастании // Докл. АН СССР. 1977. Т. 236. С. 1270–1272.
- Константинов Н. Н. Фотопериодизм хлопчатника. Ташкент, 1934. С. 1–76.
- Константинов Н. Н. О роли фотопериодизма в эволюции растений // Тр. МОИП. Проблемы филогении растений. 1965. С. 52–53.
- Константинов Н. Н., Жебрак Э. А. Фотопериодизм диплоидного и тетраплоидного корняндра // Докл. АН СССР. 1963. Т. 150. С. 1149–1152.
- Константинова Т. Н., Аксенова Н. П., Баврина Т. В. Влияние фитогормонов на образование вегетативных и цветочных почек у разных тканей стебля табака Трапезонд // Тез. докл. Междунар. конф. по ростовым веществам (в Либнице). Прага, 1978. 20 с.
- Константинова Т. Н., Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Сергеева Л. И. Возрастная индукция флорального морфогенеза *in vitro* у табака Трапезонд // Культура клеток растений и биотехнология. М.: Наука, 1986. С. 136–140.
- Константинова Т. Н., Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Чайлахан М. Х. О способности каллусов табака к образованию вегетативных и генеративных почек в культуре *in vitro* // Докл. АН СССР. 1969. Т. 187. С. 466–469.
- Константинова Т. Н., Аксенова Н. П., Сергеева Л. И. Взаимовлияние стеблевых эксплантатов с разным типом морфогенеза // Физиология растений. 1982. Т. 29. С. 261–265.
- Константинова Т. Н., Баврина Т. В., Аксенова Н. П. Особенности регуляции цветения у фотопериодически чувствительных и нейтрального табаков *in vivo* и *in vitro* // Физиология растений. 1976. Т. 23. С. 365–371.
- Константинова Т. Н., Баврина Т. В., Аксенова Н. П., Голяновская С. А. Действие глюкозы на морфогенез стеблевых каллусов фотопериодически

- нейтрального табака Трапезонд // Физиология растений. 1972. Т. 19. С. 89–97.
- Константинова Т. Н., Гофштейн Л. В., Молодюк О. И., Баврина Т. В., Аксенова Н. П. Изучение гистонов каллусов с вегетативным и генеративным морфогенезом у табака Трапезонд // Докл. АН СССР. 1974. Т. 216. С. 226–228.
- Корюкаев С. И., Виноградова Е. И. Длительность яровизации озимой пшеницы в зависимости от сроков уборки семян // Агробиология. 1950. С. 67–70.
- Костюченко И. А., Зарубайло Т. Я. Естественная яровизация зерна в период созревания // Селекция и семеноводство. 1935. С. 49–53.
- Костюченко И. А., Зарубайло Т. Я. О возможности прохождения стадии яровизации в созревающих семенах на растении // Тр. Ин-та генетики АН СССР. 1937. С. 33–47.
- Кочанков В. Г. Влияние хлорохлорохида и гиббереллина на рост и цветение длиннодневных видов при раздельной и совместной обработке // Докл. АН СССР. 1974. Т. 199. С. 485–488.
- Кочанков В. Г., Музафаров Б. М., Чайлахян М. Х. Влияние непрерывной темноты, длины дня и обработки гиббереллином на стеблевание и цветение розеточных растений рудбекии // Физиология растений. 1978. Т. 25. С. 145–154.
- Кочанков В. Г., Музафаров Б. М., Чайлахян М. Х. Изменения в гормонально-ингибиторном балансе при переходе растений к цветению // Метаболизм и механизм действия фитогормонов. Иркутск, 1979. С. 67–70.
- Кочанков В. Г., Чайлахян М. Х. Влияние ретарданта ССС, морфактина и абсцизиона на эндогенный и индуцированный рост проростков гороха // Докл. АН СССР. 1968. С. 1452–1455.
- Красинский Н. П. Методы ускоренной выгонки цветочных растений // М.: Сельхозгиз, 1937. 135 с.
- Красинский Н. П. Итоги 15-летней работы по изучению действия углекислотного удобрения на растения // Учен. зап. Горьков. гос. ун-та. 1947. С. 223–242.
- Красовский А. А. Фоторецепторы растительной клетки и пути светового регулирования // Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений. М.: Наука, 1975. С. 5–15.
- Крастина Е. Е. Ритмичность физиологических процессов у растений // Дис. ...д-ра биол. наук. М.: ТСХА, 1952. 365 с.
- Крекуле Я., Сейдлова Ф., Опатрня Я. Корреляции органов и цветение // Гормональная регуляция онтогенеза растений. М.: Наука, 1984. С. 157–169.
- Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М.: Сельхозгиз, 1940а. 136 с.
- Кренке Н. П. Полярность у растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1940б. С. 323–358.
- Кретович В. Л. Основы биохимии растений. М.: Сов. наука, 1952. 420 с.
- Кружилин А. С., Шведская Э. М. Биология двулетних растений. М.: Наука, 1966. 327 с.
- Кулаева О. Н. Цитокинины, их структура и функции. М.: Наука, 1973. 236 с.
- Кулаева О. Н. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка. М.: Наука, 1982а. 82 с.
- Кулаева О. Н. Молекулярно-генетические основы регуляции роста и развития растений // Терминология роста и развития высших растений / Под ред. М. Х. Чайлахяна. М.: Наука, 1982б. С. 22–90.
- Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растении. XX Тимирязев. чтение. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 44 с.
- Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.
- Курсанов А. Л., Чайлахян М. Х., Павлинова О. А., Туркина М. В., Бровченко М. И. Передвижение сахаров у привитых растений // Физиология растений. 1958. Т. 5. С. 3–15.
- Леб Ж. Организм как целое с физико-химической точки зрения. М.: Госиздат, 1926. 290 с.

- Лебедева Н. И., Чельцова Л. П. Действие низких температур на содержание жирных кислот липидов в митохондриях проростков пшеницы, различающихся по температурной устойчивости и длительности яровизации // С.-х. биология. 1985. Т. 1. С. 51–56.
- Ливенталь Г. Терпеноидные феромоны и гормоны: их эволюция и биосинтез // Успехи химии. 1974. Т. 43. С. 181–195.
- Лимарь П. С. Физиологические особенности японской пшеницы из группы Норин // Бюл. ВИР. 1975. Т. 56. С. 64–67.
- Ложникова В. Н. Динамика природных гиббереллинов в условиях различных фотопериодических циклов // Докл. АН СССР. 1966. Т. 168. С. 223–226.
- Ложникова В. Н., Азатян С. Г., Дудко Н. Д., Хажакян Х. К., Чайлахан М. Х. Влияние экстрактов из листьев хны неколючей (*Lawsonia inermis* L.) на цветение проростков мари красной (*Chenopodium rubrum* L.) // Биол. журн. АрмССР. 1986. С. 247–252.
- Ложникова В. Н., Баврина Т. В., Чайлахан М. Х. Биологические методы выявления метаболитов цветения в экстрактах из листьев табака // Рост растений и его регуляция. Кишинев: Штиинца, 1985. С. 153–159.
- Ложникова В. Н., Крекуле Я., Сайдлова Ф., Баврина Т. В., Чайлахан М. Х. Влияние ростовых веществ на цветение *Chenopodium rubrum* при разн. фотопериодической индукции // Физиология растений. 1977. Т. 24. С. 999–1003.
- Ложникова В. Н., Крекуле Я., Сайдлова Ф., Баврина Т. В., Чайлахан М. Х. Баланс гиббереллинов и абсцизинов у табаков в процессе фотопериодической индукции // Физиология растений. 1982. Т. 29. С. 247–252.
- Ложникова В. Н., Хлопенкова Л. П. Методы определения эндогенных гиббереллинов у растений // Успехи соврем. биологии. 1976. Т. 82. С. 265–275.
- Ложникова В. Н., Хлопенкова Л. П., Чайлахан М. Х. Определение природных гиббереллинов в растительных тканях // Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М.: Наука, 1973. С. 50–58.
- Ложникова В. Н., Христов Х., Сидорова К. К., Чайлахан М. Х. Регуляция роста высокорослой и карликовой форм гороха и активность гиббереллина // Докл. АН СССР. 1981. Т. 256. С. 251–253.
- Ложникова В. Н., Чайлахан М. Х. Влияние света и темноты на содержание гиббереллинов в проростках и взрослых растениях бобов // Докл. АН СССР. 1969. Т. 188. С. 715–718.
- Львов С. Д., Обухова З. Н. Анализ фотопериодической реакции у редиса // Эксперим. ботаника. Сер. 4. 1941. С. 163–197.
- Любименко В. Н. К теории процесса приспособления в растительном мире // Природа. 1933. С. 42–53; 1935. С. 23–35, С. 44–54.
- Любименко В. Н., Буслова Е. Д. К теории фотопериодизма // Докл. АН СССР. 1937. Т. 10. С. 149–152.
- Любименко В. Н., Щеглова О. А. О фотопериодической адаптации растений // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1927. Т. 12. С. 113–162.
- Любименко В. Н., Щеглова О. А. О фотопериодической индукции в процессе развития растений // Изв. Ботан. сада АН СССР. 1932. Т. 30. С. 1–49.
- Мазин В. В., Пашкова О. С., Андреев Л. Н. и др. Специфичность влияния кинетина на образование амарантина у ширшцы (*Amaranthus caudatus* L.) и на рост каллуса семядоли сои (*Glycine soja* L.) // Докл. АН СССР. 1976. Т. 231. С. 506–509.
- Мальчевский В. П. Действие некоторых лучей спектра на развитие растений // Тр. лаб. светофизиологии. Физ.-агр. ин-та ВАСХНИИ. 1938. С. 4–40.
- Максимов Н. А. О вымерзании и холодостойкости растений: Эксперим. и критич. исследования. 1913. 330 с.
- Максимов Н. А. Физиологические факторы, определяющие длину вегетационного периода // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1929. Т. 20. С. 168–212.

- Максимов Н. А. О механизме действия ростовых веществ на растительные клетки // Бюл. МОИП. 1946. Т. 51. С. 5–12.
- Максимов Н. А., Клешин А. Ф. Люминесцентные лампы как источник радиации для светокультуры растений // Докл. АН СССР. 1947. Т. 57. С. 201–204.
- Максимов Н. А., Можаяева Л. В. Возрастные изменения коллоидно-химических свойств протоплазмы растительных клеток // Докл. АН СССР. 1944. Т. 42. С. 236–241. С. 291–295.
- Максимов Г. Б., Полевой В. В., Радкевич Т. И., Логвенова Л. Н. Гиббереллиноподобные вещества в тканях высших растений // Регуляторы роста и рост растений. М.: Наука, 1964. С. 53–76.
- Максимов Н. А., Полякова А. И. К вопросу о физиологической природе различий между яровыми и озимыми расами хлебных злаков // Тр. по прикл. ботанике, генетике, селекции. 1924–1926. Т. 14. С. 211–234.
- Мананков М. К. Способы регулирования плодообразования винограда сорта Коринка черная // Физиология и биохимия культ. растений. 1982. Т. 14, № 2. С. 159–164.
- Маурина Х. А., Берзиня-Берзите Р. В. Взаимосвязь между окислительно-восстановительными процессами в растениях и их сексуализацией // Науч. тр. Всесоюз. селекционно-генет. ин-та. 1974. С. 116–121.
- Мельников Н. Н. Синтетические регуляторы роста растений и гербициды // Успехи химии. 1976. Т. 45. С. 1473.
- Метлицкий Л. В., Кораблева Н. П., Сухова Л. С., Першутин А. Н., Литвер Н. П. Применение гидрела для предупреждения прорастания картофеля при хранении с одновременным сокращением потерь от болезней // Прикл. биохимия и микробиология. 1982. Т. 18. С. 111–119.
- Миляева Э. Л. Структура и функционирование апикальных меристем стеблей при переходе к цветению // Биология развития растений. М.: Наука, 1975. С. 183–197.
- Миляева Э. Л., Азизбекова Н. Ш. Цитофизиологические изменения в ходе развития стеблевых апексов пафрана // Физиология растений. 1978. Т. 25. С. 288–295.
- Миляева Э. Л., Гукасян И. А., Чайлахян М. Х. О влиянии гиббереллина на цветение периллы красной // Докл. АН СССР. 1970а. Т. 194. С. 970–973.
- Миляева Э. Л., Гукасян И. А., Чайлахян М. Х. Влияние длины дня и гиббереллина на скорость роста и дифференциацию апексов периллы красной // Физиология растений. 1970б. Т. 17. С. 63–70.
- Миляева Э. Л., Ковалева Л. В., Гукасян И. А. Цитофизиологические основы перехода растений от вегетативного состояния в репродуктивное // Гормональная регуляция онтогенеза растений. М.: Наука, 1984. С. 187–201.
- Миляева Э. Л., Ковалева Л. В., Лобова Н. В., Чайлахян М. Х. Изменение в белковых спектрах стеблевых апексов рудбекии двухцветной при переходе от вегетативного состояния в генеративное // Докл. АН СССР. 1979. Т. 245. С. 269–272.
- Миляева Э. Л., Ковалева Л. В., Чайлахян М. Х. Образование специфических белков в стеблевых апексах при переходе от вегетативного роста к цветению // Физиология растений. 1982. Т. 22. С. 253–260.
- Миляева Э. Л., Константинова Т. Н., Баврина Т. В., Аксенова Н. П. Способность различных тканей стебля табака Трапезонд к образованию каллусов и почек // Докл. АН СССР. 1972. Т. 207. С. 242–245.
- Миляева Э. Л., Чайлахян М. Х. Изменения в апексах стеблей растений при переходе их от вегетативного роста к цветению // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. С. 342–352.
- Миляева Э. Л., Чайлахян М. Х. Суточные колебания митотической активности в стеблевых апексах рудбекии двухцветной в период эвокации цветения // Физиология растений. 1981. Т. 28. С. 302–306.
- Миляева Э. Л., Чайлахян М. Х. Действие комплексной обработки гиббереллином и фотопериодом на цветение растений и митотическую активность стеблевых апексов рудбекии и периллы // Физиология растений. 1988 (в печати).

- Минина Е. Г. Диагностика действия полива на сахарную свеклу // *Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений*. М., 1940. С. 61–63.
- Минина Е. Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 198 с.
- Михайлова Л. В. К вопросу о яровизации капусты // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 1936. С. 171–191.
- Мичурин И. В. Принципы и методы работы // *Собр. соч. Т. 1. М.: Сельхозгиз*, 1948. 290 с.
- Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза // М.: Наука, 1981. 196 с.
- Мокроносов А. Т., Лундина Т. Н. К вопросу о роли темнового и светового периодов суток в фотопериодической реакции картофеля // *Докл. АН СССР*. 1959. Т. 127. С. 924–927.
- Молиш Г. Физиология растений как теория садоводства. М.; Л.: Гос. изд-во колхоз. и совхоз. лит-ры, 1938. 344 с.
- Молотковский Г. Х. Физиологическая природа клубнеобразования у картофеля // *Учен. зап. Черновиц. гос. ун-та*. 1952. Т. 9. С. 43–54.
- Молотковский Г. Х. Полярность развития растений // *Львов: Изд-во Львов. ун-та*, 1961. 262 с.
- Молотковский Г. Х. Сексуализация и онтогенез растений кукурузы // *Докл. АН СССР*. 1967. Т. 175. С. 238–242.
- Молотковский Г. Х. Пол, индуст и стерильность в связи с полярностью их развития // *Вестн. с.-х. науки*. 1968. С. 29–35.
- Морган Т. Г. Развитие наследственности. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. 285 с.
- Мошков Б. С. Фотопериодизм древесных пород и его практическое значение // *Соц. растениеводство*. 1932. С. 108–124.
- Мошков Б. С. Роль листьев в фотопериодической реакции растений // *Соц. растениеводство*. 1936а. Т. 17. С. 25–30.
- Мошков Б. С. Фотопериодическая реакция листьев и возможность использования ее при прививках // *Соц. растениеводство*. 1936б. Т. 19. С. 107–126.
- Мошков Б. С. Цветение растений короткого дня в условиях непрерывного освещения в результате прививки // *Соц. растениеводство*. 1937. Т. 21. С. 145–156.
- Мошков Б. С. О минимальных отрезках света и темноты, вызывающих цветение короткодневных растений // *Докл. АН СССР*. 1939а. Т. 22. С. 461–464.
- Мошков Б. С. Онтогенез и фотопериодизм у растений // *Докл. АН СССР*. 1939б. Т. 22. С. 465–468.
- Мошков Б. С. О критических и оптимальных фотопериодах // *Сов. ботаника*. 1940. № 4. С. 32–45.
- Мошков Б. С. Физиологическая природа фотопериодической реакции листа // *Пробл. ботаники*. М.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 1. С. 367–465.
- Мошков Б. С. Фотопериодизм растений. М.; Л.: Сельхозгиз. 1961. 318 с.
- Мошков Б. С., Михайлов А. П. Значение света и температуры для прерывания темновых процессов актиноритмической реакции растений // *Докл. ВАСХНИЛ*. 1964. С. 8–11.
- Мошков Б. С., Одуманова-Дунаева Г. А. Различные световых процессов, нарушающих темновую фазу актиноритмической реакции пиктофильных и никтофобных растений // *Докл. АН СССР*. 1972. Т. 203. С. 714–716.
- Мошков Б. С., Одуманова-Дунаева Г. А. Влияние фотосинтеза на развитие периллы масличной (*Perilla osymoides* L.) и абиссинской капусты (*Brassica carinata* A. Braun) в условиях непрерывного освещения // *Ботан. журн.* 1973. Т. 58. С. 639–645.
- Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н. Гиббереллины и урожай. М.: Колос, 1971. 127 с.
- Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н. Гормоны растений, гиббереллины. М.: Наука, 1973. 270 с.
- Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н. Гиббереллины. М.: Наука, 1984. 208 с.

- Муромцев Г. С., Пеньков Л. А.* Гиббереллины. М.: Изд-во с.-х. лит. журналов и плакатов, 1962. 231 с.
- Муромцев Г. С., Русанова Н. В.* Биологический метод определения концентрации гиббереллинов // Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М.: Наука, 1966. С. 89–93.
- Мухина В. А.* Дневной ход фотосинтеза и отток ассимилятов в период световой стадии у некоторых короткодневных и длиннодневных растений // Эксперим. ботаника. Сер. 4. 1960. Т. 14. С. 167–187.
- Мухина В. А., Лейсле Ф. Ф.* Некоторые физиологические особенности периллы в период световой стадии // Эксперим. ботаника. Сер. 4. 1969. Т. 14. С. 266–293.
- Нагорный А. В.* Старение и продление жизни. М.: Сов. наука, 1948. 220 с.
- Негрецкий В. А., Ложникова В. П., Чайлахан М. Х.* Изменения активности фитогормонов при смещении градиента цветения у фотопериодически нейтрального табака Трапезонд // Физиология растений. 1984. Т. 31. С. 1143–1148.
- Негрецкий В. А., Ложникова В. П., Чайлахан М. Х.* Динамика активности гиббереллинов и абсцизовой кислоты в онтогенезе табаков разных биотипов // С.-х. биология. 1985. Т. 8. С. 54–62.
- Нелюбов Д.* Качественные изменения геотропизма. СПб., 1913. 164 с.
- Никелл Дж.* Регуляторы роста растений: Применение в сельском хозяйстве. М.: Колос, 1984. 192 с.
- Нилов В. И., Павленко О. Н., Лепина Е. П.* Некоторые биохимические особенности листьев растений // Тр. Никит. ботан. сада. 1939. Т. 21. С. 37–63.
- Ничипорович А. А.* Продукты фотосинтеза и физиологическая роль фотосинтетического аппарата растений // Тр. Ин-та физиологии растений. 1953. Т. 8. С. 3–41.
- Овчаров К. Е.* Витамины в жизни растений. М.: Наука, 1965. 286 с.
- Оканенко А. С., Вандюк Н. В.* О физиологических обоснованиях взаимного влияния привоя и подвоя у свеклы // Докл. АН СССР. 1939. Т. 24. С. 807–811.
- Олейникова Т. В.* Влияние температуры почвы на быстроту развития короткодневных злаков // Докл. АН СССР. 1948. Т. 62. С. 709–712.
- Олейникова Т. В.* Влияние температуры почвы на скорость развития длиннодневных злаков // Докл. АН СССР. 1949. Т. 68. С. 605–608.
- Опригов В. А.* Распространяющееся возбуждение у высших растений // Успехи соврем. биологии. 1977. Т. 83. С. 442–458.
- Павлов И. П.* Полн. собр. соч. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. Т. 4. 351 с.
- Полевой В. В.* Фитогормоны. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 248 с.
- Прилюк Л. В.* Короткостебельность у пшеницы // Вестн. с.-х. биологии. 1975. Т. 10. С. 493–499.
- Прокофьев А. А.* Локализация, образование и состояние каучука в растениях. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 304 с.
- Прокофьев А. А.* Регулирование плодоношения хлопчатника с помощью физиологически активных веществ // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1980. С. 214.
- Протасова Н. Н., Кефели В. П.* Фотосинтез и рост высших растений, их взаимосвязи и корреляции // Физиология фотосинтеза. 1982. С. 251–269.
- Протасова Н. Н., Ложникова В. П., Ничипорович А. А. и др.* Рост, активность фитогормонов и ингибиторов и фотосинтез у карликовых мутантов гороха в разных условиях светового режима // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1980. С. 94–101.
- Прусакова Л. Д.* Физиологические основы применения ретардантов на зерновых злаках с целью повышения их устойчивости к полеганию // Повышение продуктивности и устойчивости зерновых культур. Алма-Ата: Наука, 1979. С. 34–40.
- Псарев Г. М.* О локализации фотопериодического стимула у сои // Сов. ботаника. 1936. № 3. С. 88–91.
- Разумов В. И.* О фотопериодическом последствии в связи с влиянием на

- растение различных сроков посева // Тр. по прикл. ботанике, генетике, селекции. 1930а. Т. 23. С. 61–109.
- Разумов В. И.* Значение качественного состава света в фотопериодической реакции // Тр. по прикл. ботанике, генетике, селекции. 1930б. Т. 26. С. 217–251.
- Разумов В. И.* Влияние переменной продолжительности дня на клубнеобразование // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931а. Т. 27. С. 3–43.
- Разумов В. И.* О локализации фотопериодического раздражения // Тр. по прикл. ботанике, генетике, селекции. 1931б. Т. 27. С. 249–280.
- Разумов В. И.* О вегетационном периоде растений // Соц. растениеводство. Сер. А. 1935. Т. 15. С. 15–28.
- Разумов В. И.* Получение клубней у трудноклубнеобразующих видов картофеля // Яровизация. 1937. № 4. С. 76–88.
- Разумов В. И.* Изменение наследственных свойств картофеля путем яровизации // Яровизация. 1939. С. 100–109.
- Разумов В. И.* Влияние различных прививок на клубнеобразование у картофеля и особенности получаемого от прививок растений их клубневого и семенного потомства // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по физиологии растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 65–66.
- Разумов В. И.* Значение ночного периода суток для развития короткодневных и длиннодневных растений // Сб. работ по физиологии растений памяти Тимирязева. М.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 283–298.
- Разумов В. И.* Среда и особенности развития растений. М.; Л.: Госсельхозиздат, 1954. 144 с.
- Разумов В. И.* Значение гиббереллина в развитии растений // Агробиология. 1960. № 3. С. 406–419.
- Разумов В. И.* Среда и развитие растений. М.; Л.: Сельхозгиздат, 1961. 368 с.
- Разумов В. И., Смирнова М. Н.* Хибины как естественная лаборатория для изучения физиологии развития растений // Тр. по прикл. ботанике, генетике, селекции. Сер. 15. 1936. № 5. С. 37–50.
- Разумов В. И., Смирнова М. И.* Значение летнего «ночного» периода суток в полярных районах для развития растений // Вестн. соц. растениеводства. 1940. С. 74–89.
- Ракитин Ю. В.* Руководство по ускорению созревания помидоров при помощи этилена. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 63 с.
- Ракитин Ю. В.* Уменьшение предуборочного опадения плодов у яблони и груши. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 48 с.
- Ракитин Ю. В., Алимова Р. А.* Химическая регуляция плодообразования у тепличной культуры томатов // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1976. № 2. С. 193–207.
- Ракитин Ю. В., Крылов А. В.* Применение стимуляторов роста для повышения продуктивности культуры томатов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 78 с.
- Ракитин Ю. В., Крылов А. В.* Руководство по задержке прорастания клубней картофеля при хранении и транспортировке. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 43 с.
- Ракитин Ю. В., Крылов А. В.* Применение стимуляторов роста на культуре помидоров. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 78 с.
- Ратнер Е. И., Колосов И. И.* Корневое питание растений и новые методы его исследования // Природа. 1954. № 10. С. 28–35.
- Реймерс Ф. Э.* Влияние однолетнего получения семян репы методом яровизации на биологические свойства потомства // Вестн. с.-х. науки (Овощи и картофель). 1940. № 5. С. 17.
- Реймерс Ф. Э.* Рост, морфогенез и стадийное развитие репчатого лука // Дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИФР, 1956. 508 с.
- Реймерс Ф. Э.* Физиология роста и развития репчатого лука. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 336 с.
- Рихтер А. А.* Практическое разрешение вопроса диагностики яровизируемого семенного материала // Природа. 1934. № 2. С. 43–46.

- Рихтер А. А., Ранцан В. А., Пеккер М. З.* К вопросу о контроле яровизации // Докл. АН СССР. 1933. № 2. С. 72–74.
- Розанова М. А.* Экспериментальные основы систематики растений // М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 265 с.
- Романова Л. В., Прилюк Л. В.* Гормональный состав и реакция на гиббереллин короткостебельных пшениц различного происхождения // Вестн. с.-х. биологии. 1975. Т. 10. С. 750–755.
- Романовская О. И., Петерсон Э. К., Курушина Н. В.* Кампозан М – эффективный ретардант для посевов озимой ржи // Регуляторы роста и развития растений. М.: Наука, 1982. 274 с.
- Руденко М. И., Удачин Р. А.* Значение короткостебельных пшениц для селекции при орошении // Вестн. с.-х. науки. 1964. № 4. С. 18–26.
- Рункова Л. В.* Действие регуляторов роста на декоративные растения. М.: Наука. 1985. 151 с.
- Сабинин Д. А.* Минеральное питание растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 307 с.
- Сабинин Д. А.* О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. IX Тимирязев. чтения. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 48 с.
- Сабинин Д. А.* Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.
- Савостин П. В., Окунцов М. М.* К вопросу о биохимических особенностях яровизационных растений // Тр. Томс. гос. ун-та. 1934. Т. 36. С. 64–82.
- Сакварелидзе И. М.* Снятие необходимости яровизации у озимых пшениц синим и красным светом // Сообщ. АН ГССР. 1982. Т. 107. С. 581–584.
- Самыгин Г. А.* Фотопериодизм растений // Тр. Ин-та физиологии растений. 1946. Т. 3. С. 131–262.
- Самыгин Г. А.* Значение интенсивности света при неблагоприятных для развития рудбекии и периллы фотопериодах // Докл. АН СССР. 1948. Т. 60. С. 1433–1436.
- Сапожникова К. В.* Биохимический анализ яровизирующихся семян синего люпина (*Lupinus angustifolius*) // Тр. биол. п.-и. ин-та при Том. ун-те. 1935. Т. 1. С. 238–253.
- Саркисова М. М., Джереджан А. З.* Влияние физиологически активных соединений на укореняемость черенков трудноукореняющихся сортов винограда // Биол. журн. Армении. 1986. Т. 39. С. 356–370.
- Северцев А. Н.* Собр. соч. М.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 5. 536 с.
- Сергеева Л. И., Константинова Т. Н., Аксенова Н. П., Чайлалян М. Х.* Изменение активности пероксидазы и полифенолоксидазы в связи с переходом растений к цветению // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. С. 504–508.
- Сергеева Л. И., Умнов А. М., Аксенова Н. П., Константинова Т. Н., Чайлалян М. Х.* Изменение содержания ауксина у фотопериодически нейтрального табака в связи с регуляцией цветения // Докл. АН СССР. 1986. Т. 287. С. 509–513.
- Сеченов И. М.* Избранные произведения. Т. 1. Физиология и психология. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 772 с.
- Сидорова К. К.* Изучение генетической природы индуцированных мутантов гороха // Генетика. 1968. Т. 4. С. 13–21.
- Сидорский А. Г.* Изменение направленности процесса половой дифференциации растений под влиянием физиологически активных соединений // Успехи соврем. биологии. 1978. Т. 85. С. 111–124.
- Синская Е. Н.* Опыты по гибридизации растений подсолнечника, различающихся по знаку и силе фотопериодической реакции: Гибридные популяции первого поколения // Тр. по прикл. ботанике, генетике, селекции. 1964. Т. 36. С. 229–250.
- Синюхин А. М., Бритиков Е. А.* Распространяющиеся потенциалы как передатчики физиологической индукции в репродуктивной системе растений: Онтогенез высших растений. Ереван: Изд-во АН СССР, 1970. С. 72–78.
- Сисакян Н. М.* К характеристике действия ферментов в живой растительной клетке в связи с яровизацией семенного материала // Биохимия. 1936. Т. 1. С. 263–273.

- Скрипчинский В. В.* Яровизация риса // Докл. АН СССР. 1940. Т. 29. С. 425–428.
- Скрипчинский В. В.* Форма и развитие растений // Успехи соврем. биологии. 1947. Т. 24. С. 403–416.
- Скрипчинский В. В.* Генетика фотопериодизма покрытосеменных // Генетика. 1971. Т. 1. С. 140–152.
- Скрипчинский В. В.* Фотопериодизм, его происхождение и эволюция. Л.: Наука, 1975. 299 с.
- Случевская С. Л., Артемова А. С., Чайлахан М. Х.* Ростовая реакция на гиббереллины гибридов карликовых и некарликовых пшениц // Докл. АН СССР. 1982. Т. 265. С. 1513–1516.
- Случевская С. Л., Чайлахан М. Х.* Регуляция роста и цветения высокорослого и карликового сорта гороха путем предпосевной обработки семян // Докл. АН СССР. 1978. Т. 243. С. 272–275.
- Смирнов А. Н.* Физиолого-биохимические основы обработки табачного сырья // Табаководение. 1933. Т. 3. С. 507–508.
- Смирнов А. М.* Использование метода культуры изолированных корней в физиологии растений // Физиология растений. 1951. Т. 3. С. 368–380.
- Смирнов К. В., Перепелицына Е. П.* Применение гиббереллина на бессемянных сортах винограда // Виноделие и виноградарство СССР. 1976. № 7. С. 21–25.
- Снегирев Д. П.* Роль фитогормонов в явлениях соотносительного роста у высших растений // Бюл. по культурам влажных субтропиков. 1946. № 14/15. С. 3–41.
- Стефанович Г. С.* К вопросу о фотопериодических реакциях короткодневных растений // Прикладная ботаника и интродукция растений. М.: Наука, 1973. С. 172–173.
- Тажеева С. В.* Опыт изучения фотосинтеза в связи с фотопериодизмом // Тр. по прикл. ботанике, генетике, селекции. 1931. Т. 27. С. 197–244.
- Тавсон В. О.* О продуктах фото- и хемосинтеза // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1947. № 5. С. 423–446.
- Тимирязев К. А.* Жизнь растений. М., 1936. 348 с.
- Тимирязев К. А.* Исторический метод в биологии // Избр. соч. М., 1949. Т. 3. С. 359–624.
- Толмачев И. М.* К вопросу о физиологической природе стеблеобразования у озимой и сахарной свекловицы // Тр. Всесоюз. центр. н.-и. ин-та сахарной пром-сти. 1929. С. 261–266.
- Туманов И. И., Винокур Р. Л.* Влияние температуры почвы на рост и перезимовку деревьев лимона // Физиология растений. 1954. Т. 1. С. 21–36.
- Туманов И. И., Гарева Э. З.* Влияние органов плодоношения на материнское растение // Тр. ИФР. 1951. Т. 5. С. 22–408.
- Турецкая Р. Х.* Приемы ускоренного размножения путем черенкования. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.
- Турецкая Р. Х.* Инструкция по применению стимуляторов роста при размножении растений черенками. М.: Изд-во АН СССР, 1953.
- Турецкая Р. Х.* Регенерация корней у черенков картофеля в связи с их возрастом и фазами развития растения // Тр. ИФР. 1955. Т. 9. С. 203–214.
- Турецкая Р. Х.* Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 280 с.
- Турецкая Р. Х., Поликарпова Ф. Я.* Вегетативное размножение растений с применением стимуляторов роста. М.: Наука, 1968.
- Туркова Н. С.* Особенности обмена веществ у растений при переходе к цветению // Ломоносовские чтения, посвященные 40-летию Великой Октябрьской соц. революции. М.: Изд-во МГУ, 1957. С. 44–46.
- Туркова Н. С., Жданова Л. П.* Особенности нуклеинового обмена при подготовке растений к цветению: Итоги и перспективы исследований развития растений // Сб. работ II делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Л., 1957. С. 160–168.
- Уоддингтон К.* Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 350 с.
- Уоринг Ф., Филлипс И.* Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. 512 с.

- Федоров А. К. Некоторые данные о приспособляемости растений к зимним неблагоприятным условиям // Докл. АН СССР. 1954. Т. 96. С. 399–402.
- Федоров А. К. Колошение озимых злаков в условиях относительно высоких температур // Физиология растений. 1960. Т. 7. С. 686–694.
- Ферверри М. Общая физиология: Основы учения о жизни. М., 1897. 518 с.
- Филиппенко И. А. К физиологической характеристике яровизационных и неяровизационных озимых пшениц // Докл. АН СССР. 1936. Т. 3. С. 185–189.
- Финогина Н. П., Баврина Т. В. Содержание белков-антигенов у *Nicotiana tabacum* var. Tгарезонд в связи с вегетативным и репродуктивным морфогенезом // Физиология растений. 1987. Т. 34. С. 80–88.
- Хажакян Х. К., Деведжян А. Г., Чайлахян М. Х. Регуляция клубнеобразования топинамбура с помощью физиологически активных соединений // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248. С. 1021–1024.
- Хажакян Х. К., Чайлахян М. Х. О градиенте распределения фитогормонов и ингибиторов в стеблях растений фотоперидически нейтральных видов // Докл. АН СССР. 1976. Т. 229. С. 516–519.
- Холодный Н. Г. Новые данные к обоснованию гормональной теории тропизмов // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1928. Т. 13. С. 191–206.
- Холодный Н. Г. К вопросу о роли гормонов при прорастании семян // Сов. ботан. 1935а. Т. 2. С. 19–38.
- Холодный Н. Г. К теории яровизации // Докл. АН СССР. 1936б. Т. 3. С. 391–394.
- Холодный Н. Г. Проблема химической регуляции морфогенеза и развития растений // Природа. 1936в. № 3. С. 79–92.
- Холодный Н. Г. Гормонизация растений // Природа. 1937. № 2. С. 36–47.
- Холодный Н. Г. Существует ли гормон цветения? // Успехи соврем. биологии. 1938. Т. 8. С. 503–515.
- Холодный Н. Г. Фитогормоны: (Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме). Киев: Изд-во АН УССР, 1939. 265 с.
- Холодный Н. Г. Избранные труды по физиологии растений. Т. 2. Работы по физиологии растений. Киев: Изд-во АН УССР, 1956. 480 с.
- Холодный Н. Г. Фитогормоны: Очерк по эндокринологии растений // Избр. тр. Киев: Изд-во АН УССР, 1957. Т. 2. С. 159–361.
- Холодный Н. Г., Кочерженко И. Е. Управление процессами развития лимонного дерева с помощью ростовых веществ // Докл. АН СССР. 1948. Т. 61. С. 391–394.
- Хрянин В. Н. Возможность применения гиббереллина и гибрелата при культивировании конопли // Физиология растений. 1971. Т. 18. С. 638–641.
- Хрянин В. Н., Горшкова А. П., Алексова М. К. Инструкция по применению стимуляторов роста — гиббереллинов на ускорение выращивания ячменного солода в токовых солодовнях при производстве мальтозы // Сахар. пром-сть. 1976. № 11. С. 11.
- Хрянин В. Н., Кочанков В. Г., Чайлахян М. Х. Влияние регуляторов роста на сексуализацию конопли и пинната при предпосевной обработке семян // Физиология растений. 1978. Т. 25. С. 698–704.
- Хрянин В. Н., Милыева Э. Л. Влияние гиббереллина на дифференциацию стеблевых апексов конопли // Докл. АН СССР. 1977. Т. 234. С. 982–984.
- Хрянин В. Н., Чайлахян М. Х. Эффект регуляторов роста в проявлении пола у растений огурцов // Докл. ВАСХНИИ. 1979а. С. 10–13.
- Хрянин В. Н., Чайлахян М. Х. Роль листьев и корней в проявлении пола у огурцов // Докл. ВАСХНИИ. 1979б. С. 9–12.
- Хрянин В. Н., Чайлахян М. Х. Раздельное и совместное действие регуляторов роста на проявление пола у конопли // Физиология растений. 1979в. Т. 26. С. 455–459.
- Хрянин В. Н., Чайлахян М. Х. Биологическая активность цитокининов и гиббереллинов в корнях и листьях при проявлении пола у двудомных растений // Физиология растений. 1979. Т. 26. С. 1008–1015.
- Хрянин В. Н., Чайлахян М. Х. Влияние регуляторов роста на проявление пола у кукурузы при введении их через корни // Физиология растений. 1980. Т. 27. С. 424–428.

- Цовян Ж. В., Котикян Ж. М. Влияние различных способов обработки кипением на рост и клубнеобразование картофеля // Биол. журн. Армении. 1981. Т. 34. С. 170–175.
- Цыбулько В. С. О биологической сущности фотопериодизма растений // Науч. тр. Харьков. с.-х. ин-та. 1963. Т. 42. С. 197–229.
- Цыбулько В. С. О связи превращения продуктов ассимиляции с темпами развития растений в разных фотопериодических условиях // Тр. Харьк. с.-х. ин-та. 1972. Т. 64. С. 26–32.
- Чайлахян М. Х. Возраст растений и фотопериодическая реакция // Докл. АН СССР. Н. С. 1933а. С. 306–314.
- Чайлахян М. Х. К проблеме яровизации растений. II. Диагностика озимых и яровых рас культурных злаков // Сов. ботаника. 1933б. № 6. С. 30–45.
- Чайлахян М. Х. Влияние длины дня на хлорофиллоносный аппарат растений // Докл. АН СССР. 1934а. Т. 2. С. 37–42.
- Чайлахян М. Х. Световое управление растением // Тр. ЛАБИФР. 1934б. С. 149–184.
- Чайлахян М. Х. Исследования физиологической природы различий яровых и озимых растений // Дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛАБИФР, 1934в. С. 1–75.
- Чайлахян М. Х. О механизме фотопериодической реакции // Докл. АН СССР. 1936а. Т. 1. С. 85–89.
- Чайлахян М. Х. О гормональной теории развития растений // Докл. АН СССР. 1936б. Т. 3. С. 443–447.
- Чайлахян М. Х. Новые факты к обоснованию гормональной теории развития растений // Докл. АН СССР. 1936в. Т. 4. С. 71–81.
- Чайлахян М. Х. Гормональная теория развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1937. 198 с.
- Чайлахян М. Х. Влияние кольцевания и трансплантации на цветение растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1938а. С. 1250–1279.
- Чайлахян М. Х. Передвижение гормона цветения при кольцевании и трансплантации растений // Докл. АН СССР. 1938б. Т. 18. С. 607–612.
- Чайлахян М. Х. О гормоне цветения (ответ акад. Н. Г. Холодному) // Успехи соврем. биологии. 1939. Т. 10. С. 515–524.
- Чайлахян М. Х. Транспорт гормонов цветения по различным органам растения: Транспорт по листу // Докл. АН СССР. 1940а. Т. 27. С. 159–162.
- Чайлахян М. Х. Транспорт гормонов цветения по различным органам растения: Транспорт по стеблю // Докл. АН СССР. 1940б. Т. 27. С. 253–256. С. 374–377.
- Чайлахян М. Х. Транспорт гормонов цветения по различным органам: Транспорт по корню // Докл. АН СССР. 1940в. Т. 27. С. 374–377.
- Чайлахян М. Х. Влияние температуры и наркотиков на передвижение гормонов цветения по растению // Докл. АН СССР. 1941а. Т. 31. С. 945–948.
- Чайлахян М. Х. Фотопериодизм хлорозных растений // Докл. АН СССР. 1941б. Т. 31. С. 949–952.
- Чайлахян М. Х. Физиологическая природа процессов яровизации растений // Успехи соврем. биологии. 1942а. Т. 15. С. 83–104.
- Чайлахян М. Х. Азотистое питание и развитие растений // Изв. АН АрмССР. 1942б. № 9. С. 109–126.
- Чайлахян М. Х. Влияние среды и внутренние факторы цветения // Тр. Ереван. гос. ун-та. 1943. Т. 22. С. 37–80.
- Чайлахян М. Х. Новые факты к анализу теории цветения растений // Докл. АН СССР. 1944. Т. 44. С. 376–380.
- Чайлахян М. Х. Реакция цветения различных растительных видов на азотистое питание // Докл. АН СССР. 1945а. Т. 47. С. 149–153.
- Чайлахян М. Х. О связи между реакцией цветения на азотистое питание и фотопериодической реакцией растений // Докл. АН СССР. 1945б. Т. 48. С. 382–386.
- Чайлахян М. Х. Фотопериодизм отдельных частей — половинок листа // Докл. АН СССР. 1945в. Т. 47. С. 226–229.
- Чайлахян М. Х. Фотопериодизм растений при дифференцированном свето-

- вом режиме отдельных листьев // Докл. АН СССР. 1946а. Т. 54. С. 739–742.
- Чайлалян М. Х. Характер влияния листьев, находящихся в различных условиях светового режима на развитие побегов // Докл. АН СССР. 1946б. Т. 54. С. 845–848.
- Чайлалян М. Х. Природа веществ, тормозящих цветение растений, и теория Клебса // Ботан. журн. 1947а. Т. 32. С. 99–100.
- Чайлалян М. Х. О природе задерживающего цветение действия листьев // Докл. АН СССР. 1947б. Т. 55. С. 73–76.
- Чайлалян М. Х. Фотопериодизм и способность растений к цветению // Докл. АН СССР. 1948а. Т. 59. С. 1003–1006.
- Чайлалян М. Х. Природа веществ, ускоряющих и задерживающих цветение растений, и теория Клебса // Успехи соврем. биологии. 1948б. Т. 26. С. 515–530.
- Чайлалян М. Х. О внутренних факторах цветочно-спелого состояния растений // Докл. АН СССР. 1948в. Т. 60. С. 1269–1272.
- Чайлалян М. Х. О роли корней в фотопериодической реакции растений // Докл. АН СССР. 1950а. Т. 72. С. 201–204.
- Чайлалян М. Х. Влияние каротина на рост и формирование растений // Докл. АН СССР. 1950б. Т. 74. С. 381–384.
- Чайлалян М. Х. Влияние бора на развитие растений, лишенных корней // Докл. АН СССР. 1951. Т. 77. С. 1115–1118.
- Чайлалян М. Х. О связи фотопериодизма с основными физиологическими процессами растений // Докл. АН АрмССР. 1953. Т. 16. С. 109–115.
- Чайлалян М. Х. Проблема физиологической природы процессов зацветания высших растений // Журн. общ. биологии. 1954а. Т. 15. С. 269–287.
- Чайлалян М. Х. Цветные реакции на белок в листьях растений // Докл. АН СССР. 1954б. Т. 95. С. 415–418.
- Чайлалян М. Х. Влияние длины дня на характер углеводно-белкового обмена в листьях растений // Докл. АН СССР. 1955а. Т. 100. С. 373–376.
- Чайлалян М. Х. О характере фотопериодической реакции побегов при дифференцированном воздействии на отдельные части – половинки листа // Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки. 1955б. Т. 8. С. 21–31.
- Чайлалян М. Х. Целостность организма в растительном мире. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1955в. 59 с.
- Чайлалян М. Х. Развитие озимых при их прививках на яровые формы // Физиология растений. 1955г. Т. 2. С. 253–266.
- Чайлалян М. Х. Фотопериодизм и основные физиологические процессы растений // Журн. общ. биологии. 1956а. Т. 17. С. 123–141.
- Чайлалян М. Х. Онтогенез и целостность растительного организма // Ботан. журн. 1956б. Т. 41. С. 487–509.
- Чайлалян М. Х. Влияние витаминов на рост и развитие растений // Докл. АН СССР. 1956в. Т. 111. С. 894–897.
- Чайлалян М. Х. Влияние гиббереллинов на рост и цветение растений // Докл. АН СССР. 1957а. Т. 117. С. 1077–1080.
- Чайлалян М. Х. Основные закономерности онтогенеза высших растений. М.: Изд-во АН СССР, 1958а. 78 с.
- Чайлалян М. Х. Фотопериодическая восприимчивость изолированных листьев растений // Докл. АН СССР. 1958б. Т. 118. С. 197–204.
- Чайлалян М. Х. Химические стимуляторы роста и цветения растений // Природа. 1958в. № 1. С. 99–102.
- Чайлалян М. Х. Гормональные факторы цветения растений // Физиология растений. 1958г. Т. 5. С. 541–560.
- Чайлалян М. Х. Влияние гиббереллинов на рост и развитие растений // Ботан. журн. 1958д. Т. 43. С. 927–952.
- Чайлалян М. Х. Гиббереллины как новые активаторы роста и развития растений // VIII Менделеевский съезд по общ. и прикл. химии. М.: Изд-во АН СССР, 1959а. С. 49–51.
- Чайлалян М. Х. Движущие силы развития растительных организмов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959б. Т. 64. С. 61–77.

- Чайлахан М. Х. Взаимодействие органов в индукции цветения растений // Изв. АН АрмССР. 1960а. Т. 12. С. 3–12.
- Чайлахан М. Х. Фотопериодическая чувствительность растений, лишенных стеблей и корней // Докл. АН СССР. 1960б. Т. 135. С. 213–216.
- Чайлахан М. Х. Закономерности онтогенеза и физиологии зацветания высших растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1960в. С. 206–229.
- Чайлахан М. Х. Гиббереллины растений: Инструкция по испытанию и применению гиббереллинов на культурных растениях. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 12 с.
- Чайлахан М. Х. Гиббереллины, их действие на растения и перспективы использования в растениеводстве // Гиббереллины и их действие на растения. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 7 с.
- Чайлахан М. Х. Факторы генеративного развития растений. XXV Тимирязев. чтение. М.: Наука, 1964. 58 с.
- Чайлахан М. Х. Внутренние факторы цветения // Успехи соврем. биологии. 1967. Т. 63. С. 202–231.
- Чайлахан М. Х. Химическая регуляция роста и цветения растений // Вестн. АН СССР. 1969. Т. 10. С. 35.
- Чайлахан М. Х. Гормональная регуляция цветения растений различных фотопериодических групп // Физиология растений. 1971. Т. 18. С. 348–357.
- Чайлахан М. Х. Сорокалетние искания в области гормональной теории развития растений // Биол. журн. Армении. 1973. Т. 26. С. 3–21.
- Чайлахан М. Х. Автономный и индуцированный механизмы регуляции цветения растений // Физиология растений. 1975а. Т. 22. С. 1265–1282.
- Чайлахан М. Х. Целостность и дифференцированные модели цветения растений // Биология развития растений. М.: Наука, 1975б. С. 24–47.
- Чайлахан М. Х. Генетическая и гормональная регуляция роста, цветения и проявления пола у растений // Физиология растений. 1978. Т. 25. С. 952–974.
- Чайлахан М. Х. Целостность организма в растительном мире // Физиология растений. 1980. Т. 2. С. 917–941.
- Чайлахан М. Х. Гормональная регуляция роста и развития высших растений // Успехи соврем. биологии. 1982а. Т. 93. С. 23–34.
- Чайлахан М. Х. Регуляция цветения высших растений // Физиология растений. 1982б. Т. 29. С. 234–247.
- Чайлахан М. Х. Роль регуляторов роста в жизни растений и в практике сельского хозяйства // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982. № 1. С. 5–24.
- Чайлахан М. Х. Фитогормоны и фитотехника // Агрохимия. 1983. № 12. С. 105–110.
- Чайлахан М. Х. Фотопериодическая и гормональная регуляция клубнеобразования у растений. М.: Наука, 1984. 69 с.
- Чайлахан М. Х., Александровская В. А. О характере фотопериодического последствия (индукции) и о влиянии длины дня на активность окислительных ферментов // Докл. АН СССР. 1935. Т. 2. С. 161–166.
- Чайлахан М. Х., Аксенова Н. П., Баврина, Константинова Т. Н. Фотопериодизм растений и окислительное и фотосинтетическое фосфорилирование // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30. С. 515–527.
- Чайлахан М. Х., Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. П. Регуляция цветения у растений различных биотипов // Онтогенез. 1977. Т. 8. С. 599–616.
- Чайлахан М. Х., Баврина Т. В. Влияние длины дня на изменение в содержании пигментов листа // Физиология растений. 1957. Т. 4. С. 312–321.
- Чайлахан М. Х., Баврина Т. В., Константинова Т. Н., Аксенова Н. П. О морфогенетических потенциях каллусов табака стеблевого и листового происхождения // Докл. АН СССР. 1977. Т. 232. С. 500–503.
- Чайлахан М. Х., Бояркин А. Н. Влияние длины дня на активность окислительных ферментов в растениях // Докл. АН СССР. 1955. Т. 105. С. 592–595.
- Чайлахан М. Х., Бутенко Р. Г. Передвижение ассимилятов из листьев в побе-

- ги при дифференцированном фотопериодическом режиме листьев // Физиология растений. 1957. Т. 4. С. 450–462.
- Чайлахян М. Х., Бутенко Р. Г. Влияние аденина и кинетина на дифференцировку цветочных почек у изолированных верхушек периллы // Докл. АН СССР. 1959. Т. 129. С. 224–227.
- Чайлахян М. Х., Бутенко Р. Г., Любарская И. П. Влияние производных пуikliнннвого обмена на рост и цветение периллы // Физиология растений. 1961. Т. 8. С. 101–113.
- Чайлахян М. Х., Григорьева Н. Я., Ложникова В. Н. Влияние экстрактов из листьев цветущих растений табака на цветение проростков и семян марн красной (*Chenopodium rubrum*) // Физиология растений. 1977. Т. 236. С. 773–776.
- Чайлахян М. Х., Жданова Л. П. Яровизация растений и изменение гормонов роста // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1938а. С. 523–538.
- Чайлахян М. Х., Жданова Л. П. Роль гормонов роста в формообразовательных процессах // Докл. АН СССР. 1938б. Т. 19. № 14.
- Чайлахян М. Х., Жданова Л. П. Влияние длины дня и формовки на клубнеобразование растений // Докл. АН СССР. 1941. Т. 32. С. 152–155.
- Чайлахян М. Х., Жданова Л. П. Влияние температуры на фотопериодизм растений // Докл. АН СССР. 1948. Т. 52. С. 549–552.
- Чайлахян М. Х., Казидзе Н. Т., Милева Э. Л., Гукасян Н. А., Янина Л. И. Влияние длины дня и гиббереллина на скорость роста, цветения и дифференциацию апексов рудбекии двуцветной // Физиология растений. 1969. Т. 16. С. 392–399.
- Чайлахян М. Х., Константинова Т. Н. Влияние условий аэрации на фотопериодическую реакцию растений // Физиология растений. 1962. Т. 9. С. 693–702.
- Чайлахян М. Х., Кочанков В. Г. Влияние гиббереллина на рост и цветение декоративных культур // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1961. № 1. С. 3–11.
- Чайлахян М. Х., Кочанков В. Г. Влияние ретардантов на рост и цветение растений // Физиология растений. 1967. Т. 14. С. 779–784.
- Чайлахян М. Х., Кочанков В. Г. Влияние ретарданта ССС, морфактина и абсцизина на эндогенный и индуцированный рост проростков гороха // Докл. АН СССР. 1968. Т. 183. С. 1452–1455.
- Чайлахян М. Х., Кочанков В. Г. Влияние ретарданта ССС, морфактина и абсцизина на рост и цветение растений рудбекии // Докл. АН СССР. 1969. Т. 188. С. 477–480.
- Чайлахян М. Х., Кочанков В. Г., Замота В. П. Влияние гиббереллина на рост и урожай конопли и табака // Физиология растений. 1960. Т. 7. С. 340–343.
- Чайлахян М. Х., Кочанков В. Г., Музафаров Б. М. Индукция стеблевания и цветения розеточных растений рудбекии в непрерывной темноте // Докл. АН СССР. 1976. Т. 231. С. 1497–1500.
- Чайлахян М. Х., Кочанков В. Г., Музафаров Б. М. Влияние непрерывной темноты на стеблевание и цветение розеточных растений рудбекии в сочетании с длиннодневной индукцией // Докл. АН СССР. 1977. Т. 234. С. 252–255.
- Чайлахян М. Х., Красильников Н. А., Скрябин Г. К. и др. О стимулирующем действии гиббереллинов различного происхождения // Докл. АН СССР. 1958. Т. 121. С. 755.
- Чайлахян М. Х., Кузнецова М. С. Влияние никотиновой кислоты и тиомочевины на яровизацию озимых форм // Докл. АН СССР. 1955. Т. 105. С. 842–845.
- Чайлахян М. Х., Кулаева О. Н., Шевелуха В. С., Муромцев Г. С., Блиновский И. К. XI Междунар. конф. по регуляторам роста растений // Физиология растений. 1983. Т. 30. С. 1227–1233.
- Чайлахян М. Х., Ложникова В. Н. Влияние гиббереллоподобных веществ, извлеченных из листьев различных растений, на рост и цветение рудбекии // Докл. АН СССР. 1959. Т. 28. С. 1309–1312.
- Чайлахян М. Х., Ложникова В. Н. Гиббереллоподобные вещества в высших

- растениях и их влияние на рост и цветение // Физиология растений. 1960. Т. 7. С. 521–530.
- Чайлахан М. Х., Ложникова В. Н. Гиббереллиноподобные вещества и яровизация растений // Физиология растений. 1962. Т. 9. С. 21–31.
- Чайлахан М. Х., Ложникова В. Н. Фотопериодическое воздействие и динамика гиббереллиноподобных веществ в растениях // Докл. АН СССР. 1964а. Т. 157. С. 482–485.
- Чайлахан М. Х., Ложникова В. Н. Фотопериодизм и динамика гиббереллинов в растениях // Физиология растений. 1964б. Т. 11. С. 1006–1014.
- Чайлахан М. Х., Ложникова В. Н. Реакция прерывания темноты светом и гиббереллины растений // Физиология растений. 1966. Т. 13. С. 833–841.
- Чайлахан М. Х., Ложникова В. Н., Григорьева Н. Я., Дудко Н. Д. Влияние экстрактов из листьев вегетирующих растений табака на цветение проростков и семян мари красной (*Chenopodium rubrum*) // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. С. 1276–1280.
- Чайлахан М. Х., Ложникова В. Н., Хлопенкова Л. П., Сидорова К. К., Кефели В. И. Реакция карликовых мутантов гороха на действие гиббереллина и природных ингибиторов // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1977. № 4. С. 485–495.
- Чайлахан М. Х., Луковников Е. К. Влияние минерального питания на развитие растений в условиях различного светового режима // Докл. АН СССР. 1941. Т. 22. С. 148–151.
- Чайлахан М. Х., Миллева Э. Л. Изменения в апексах стеблей растений при переходе их от вегетативного роста к цветению // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. № 3. С. 342–352.
- Чайлахан М. Х., Некрасова Т. В. О преодолении полярности у черенков лимона // Физиология растений. 1954. Т. 1. С. 65–72.
- Чайлахан М. Х., Некрасова Т. В. Влияние витаминов на преодоление полярности у черенков лимона // Докл. АН СССР. 1956. Т. 111. С. 482–485.
- Чайлахан М. Х., Некрасова Т. Н. Влияние физиологически активных веществ на преодоление полярности у черенков лимона // Докл. АН СССР. 1958. Т. 119. С. 826–829.
- Чайлахан М. Х., Некрасова Т. В., Хлопенкова Л. П., Ложникова В. Н. Роль гиббереллинов в процессах фотопериодизма, яровизации и стратификации растений // Физиология растений. 1963. Т. 10. С. 465–476.
- Чайлахан М. Х., Овчаров К. Е., Хлопенкова Л. П., Чайлахан М. М. Влияние предпосевной обработки семян гиббереллином на рост и цветение карликового и высокорослого сортов гороха // Докл. АН АрмССР. 1975. Т. 60. С. 242.
- Чайлахан М. Х., Подольный В. З. О роли семядолей в развитии короткодневных растений // Докл. АН СССР. 1968. Т. 182. С. 726–729.
- Чайлахан М. Х., Прусакова Л. Д., Вяткин Ю. А. и др. Инструкция по применению хлорхолинхлорида для предупреждения полегания озимой и яровой пшеницы. М.: Колос, 1983. 7 с.
- Чайлахан М. Х., Прусакова Л. Д., Халитов А. Х., Нохрин Н. Ф. Инструкция по испытанию и применению хлорхолинхлорида для предупреждения полегания зерновых культур. М.: Колос, 1967. 16 с.
- Чайлахан М. Х., Рунчева И. А. Способность этилированных растений к цветению // Докл. АН СССР. 1946. Т. 53. С. 865–868.
- Чайлахан М. Х., Рунчева И. А. О значении прерывания светового периода темнотой в фотопериодической реакции растений // Докл. АН СССР. 1948а. Т. 68. С. 1441–1444.
- Чайлахан М. Х., Рунчева И. А. Влияние прерывистого света на генеративное развитие растений // Докл. АН СССР. 1948б. Т. 61. С. 565–568.
- Чайлахан М. Х., Самыгин Г. А. О роли листьев в фотопериодической реакции растений длинного дня // Докл. АН СССР. 1948. Т. 59. С. 187–190.
- Чайлахан М. Х., Саркисова М. М. Значение природных регуляторов роста в корнеобразовании черенков трудноукореняющихся плодовых культур // Бюл. журн. Армении. 1968. Т. 21. С. 14–22.
- Чайлахан М. Х., Саркисова М. М. Регуляторы роста у виноградной лозы и плодовых культур. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1980. 187 с.

- Чайлахян М. Х., Саркисова М. М., Кочанков В. Г. Влияние гиббереллина на плодоношение виноградной лозы в условиях Армении // Изв. АН АрмССР. Сер. биол. науки. 1961. Т. 12. С. 39–54.
- Чайлахян М. Х., Саркисова М. М., Смирнов К. В., Перепелицина Е. П., Мананков М. К. Инструкция по применению гиббереллина на виноградниках. М.: Колос, 1979. 43 с.
- Чайлахян М. Х., Случевская С. Л., Сабина Е. Д. Реакция карликовых пшениц на действие фитогормонов // Докл. АН СССР. 1981. Т. 259. С. 251–256.
- Чайлахян М. Х., Турецкая Р. Х. Краткие методические указания по применению синтетических ростовых веществ при укоренении черенков. Л.: Изд-во АН СССР, 1942. 34 с.
- Чайлахян М. Х., Турецкая Р. Х., Клоушкина Н. С. Взаимодействие физиологически активных веществ в черенках растений в процессах образования и роста корней и стеблей // Физиология растений. 1961. Т. 8. С. 601–612.
- Чайлахян М. Х., Фролова И. А. Влияние цитокининов и других фитогормонов на образование эпифитных почек у бриофиллума // Докл. АН СССР. 1974. Т. 215. С. 999–1002.
- Чайлахян М. Х., Хажакян Х. К. Взаимодействие листьев и побегов при зацветании растений фотопериодически нейтральных видов // Докл. АН СССР. 1974а. Т. 217. С. 1214–1217.
- Чайлахян М. Х., Хажакян Х. К. Влияние корней на рост и цветение растений фотопериодически нейтральных видов // Докл. АН СССР. 1974б. Т. 217. С. 975–978.
- Чайлахян М. Х., Хажакян Х. К. Роль стеблевых зон разных ярусов в цветении растений фотопериодически нейтральных видов // Докл. АН СССР. 1975а. Т. 224. С. 1445–1448.
- Чайлахян М. Х., Хажакян Х. К. О нарушении физиологического градиента цветения у фотопериодически нейтральных видов с помощью колебания и биологически активных соединений // Докл. АН СССР. 1975б. Т. 225. С. 729–732.
- Чайлахян М. Х., Хажакян Х. К., Агамян Л. Б. Цветение растений при взаимных прививках фотопериодически нейтральных и чувствительных видов // Докл. АН СССР. 1976. Т. 230. С. 1002–1005.
- Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. П. Влияние ауксинов и витаминов на рост и развитие растений при обработке их гиббереллином // Докл. АН СССР. 1959. Т. 129. С. 454–457.
- Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. П. О факторах роста стеблей розеточных растений длиннодневных видов // Докл. АН СССР. 1960. Т. 135. С. 482–485.
- Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. П. Влияние ростовых препаратов и производных нуклеинового обмена на рост и цветение фотопериодически индуцированных растений // Докл. АН СССР. 1961. Т. 141. С. 1497–1500.
- Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. П. Фотопериодическая чувствительность розеточных листьев рудбекии, лишенных корней // Докл. АН СССР. 1969. Т. 189. С. 1400–1403.
- Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. П. Передвижение гиббереллинов и гормональных веществ, влияющих на образование цветков в целых растениях // Физиология растений. 1972. Т. 19. С. 1002–1010.
- Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. П., Ложникова В. Н. О специфичности реакции розеточных растений на действие гиббереллина // Докл. АН АрмССР. 1964. Т. 38. С. 45–51.
- Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. П., Хажакян Х. К. О передвижении гиббереллинов и влиянии их на рост побегов и утолщение стебля в целых растениях // Докл. АН СССР. 1974. Т. 215. С. 484–487.
- Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Влияние регуляторов роста на сексуализацию конопля при введении их через корни растений // Докл. АН СССР. 1977а. Т. 236. С. 268–271.
- Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Роль корней в сексуализации растений конопля // Докл. АН СССР. 1977б. Т. 236. С. 509–512.

- Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Эффект регуляторов роста и роль корней в сексуализации растений шпината // Докл. АН СССР. 1978а. Т. 239. С. 1262–1264.
- Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Проявление пола у двудомных растений и фитогормоны // Докл. АН СССР. 1978б. Т. 240. С. 493–496.
- Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Взаимодействие органов в проявлении пола у двудомных растений // Докл. АН СССР. 1978в. Т. 239. С. 1497–1500.
- Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Проявление пола у конопля при раздельном и одновременном воздействии фитогормонами и ингибиторами нуклеинового и белкового обмена // Докл. АН СССР. 1978г. Т. 243. С. 1341–1344.
- Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Гормональная регуляция проявления пола в культуре изолированных зародышей конопля // Докл. АН СССР. 1979. Т. 244. С. 1037–1040.
- Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Пол растений и его гормональная регуляция. М.: Наука, 1982. 173 с.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И. Влияние метаболитов листьев длинного и короткого дня на цветение побегов бриофиллума // Докл. АН СССР. 1971. Т. 199. С. 234–237.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И. Регуляция цветения побегов бриофиллума с помощью прививок // Докл. АН СССР. 1973. Т. 208. С. 749–752.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И. Влияние метаболитов листьев длинного и короткого дня на цветение побегов бриофиллума // Докл. АН СССР. 1976. Т. 199. С. 234–237.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И. Регуляция цветения длинно-короткодневных видов с помощью гиббереллина и непрерывной темноты // Докл. АН СССР. 1977. Т. 237. С. 1536–1539.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И., Деведжян А. Г., Лотова Г. Н. Индукция клубнеобразования у клубненосных растений в межвидовых и межродовых прививках // Докл. АН СССР. 1980. Т. 252. С. 1276–1280.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И., Деведжян А. Г., Лотова Г. Н. Фотопериодизм и клубнеобразование в прививках табака на картофель // Докл. АН СССР. 1981. Т. 257. С. 1276–1280.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И., Деведжян А. Г., Лотова Г. Н. Фотопериодический контроль клубнеобразования в прививках табака на картофель // Докл. АН СССР. 1982. Т. 265. С. 1276–1280.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И., Лотова Г. Н. Ингибирование цветения растений длиннодневного вида при их прививке на растения короткодневного вида в условиях длинного дня // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248. С. 1513–1516.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И., Фролова И. А. Влияние длины дня и гиббереллина на цветение растений бриофиллума разного возраста // Докл. АН СССР. 1968. Т. 183. С. 230–233.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И., Фролова И. А. Цветение побегов, образовавшихся из эпифитных почек бриофиллума на укорененных листьях // Докл. АН СССР. 1969. Т. 189. С. 1139–1141.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И., Фролова И. А. Фотопериодическая и химическая регуляция цветения длинно-короткодневных видов // Физиология растений. 1970а. С. 358–369.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И., Фролова И. А. Цветение растений бриофиллума, лишенных корней // Физиология растений. 1970б. Т. 17. С. 709–711.
- Чайлахян М. Х., Янина Л. И., Хажакян Х. К. Цветение растений при взаимных прививках короткодневных и длиннодневных видов // Докл. АН СССР. 1977. Т. 237. С. 1248–1251.
- Чайлахян М. Х., Ярковая Л. М. Новые факты к обоснованию гормональной теории развития растений // Докл. АН СССР. 1937. Т. 15. С. 215–218.
- Чайлахян М. Х., Ярковая Л. М. Влияние длины дня на активность окислительных ферментов и содержание углеводов в листьях растений // Тр. Ин-та физиологии растений. 1938. Т. 2. С. 95–106.

- Чесноков В. А. Яровизация столовой свеклы в целях семеноводства // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1934. Т. 13. С. 110–112.
- Чаников Д. П. Биосинтез этилена в растениях и его регуляция // Тез. докл. 5-го Всесоюз. биохим. съезда. М., 1986. С. 293.
- Чумаковский Н. Н., Кефели В. И. Взаимодействие природных ростовых веществ в высокорослых и низкорослых формах гороха, произрастающих на Сахалине // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1968. № 6. С. 855–864.
- Шевелуха В. С., Кулаева О. И., Шакирова Ф. М., Шанбанович Г. Н., Баскаков Ю. А. Влияние картолина на белоксинтезирующий аппарат листьев ячменя в условиях засухи // Докл. АН СССР. 1983. Т. 271. С. 1022–1024.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 144 с.
- Шмук А. А. Биохимические изменения привитых растений // Успехи соврем. биологии. 1946. Т. 21. С. 109–122.
- Шмук А. А., Костов Д., Бороздина А. Изменения состава алкалоидов у табаков при влиянии подвоя на привой // Докл. АН СССР. 1939. Т. 25. С. 477–480.
- Эгиз С. А. К вопросу о фотопериодизме у сои и кукурузы // Тр. Детскосельской акклиматизационной станции. 1928. С. 5–32.
- Эдельштейн В. И., Сукорцева К. Д. Получение семян двухлетних овощных культур в один год // Плодоовощное хоз-во. 1935. № 4. С. 27–29.
- Элберсгейм П., Дарвисел А. Олигосахариды // В мире науки. 1985. № 11. С. 16–23.
- Abeles F. B. Inhibition of flowering in *Xanthium pensylvanicum* Walln. by ethylene // Plant Physiol. 1967. Vol. 42. P. 608–609.
- Adams J. The effect on tomato, soybean and other plants of altering the daily period of light // Amer. J. Bot. 1924. Vol. 11. P. 229–231.
- Addicott F. T. Physiology of abscission // Handbuch der Pflanzenphysiologie. B.: Springer, 1965. Bd. XV/2. S. 1094.
- Aghion-Prat D. Néof ormation des fleurs in vitro chez *Nicotiana tabacum* L. // Physiol. végét. 1965. Vol. 3. P. 229–303.
- Agrawal-Ashok, Ram Sant, Garg Govind Krishna. Endogenous cytokinins of mango (*Mangifera indica* L.) short tips and their significance in flowering // Indian J. Exp. Biol. 1980. Vol. 18. P. 504–509.
- Allard H. A. Length of day in relation to the natural and artificial distribution of plants // Ecology. 1932. Vol. 13. P. 221–234.
- Anand R., Maheshwary S. C. Germination and flowering in *Arabidopsis thaliana* in sterile culture // Physiol. plant. 1966. Vol. 19. P. 1011–1019.
- Arthur J. M., Guthrie E. D., Newel J. Some effects of artificial climates on the growth and chemical composition of plants // Amer. J. Bot. 1930. Vol. 17. P. 416–482.
- Arzee T., Gressel J., Galun E. Flowering in *Pharbitis*. The influence of actinomycin D on growth incorporation of nucleic acid precursors and autoradiographic patterns // Cellular and molecular aspects of floral induction. L.: Longman, 1970. P. 492.
- Asakira T., Nitsch T. P. Tuberization in vitro: *Ullucus tuberosus* et *Dioscorea* // Bull. Soc. bot. France. 1968. Vol. 115. P. 345–352.
- Atal C. K. Sex reversal in hemp by application of gibberellin // Curr. Sci. 1959. Vol. 28. P. 408.
- Auderset G., Greppin H. Effet de l'induction florale sur l'évolution ultrastructurale de l'apex caulinaire de *Spinacia oleracea*, Nobel // Protoplasma. 1977. Bd. 91. S. 281–301.
- Auchtor E. C., Harley C. P. Effect of various lengths of day on development and chemical composition of some Horticultural plants // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1924. Vol. 21. P. 199–214.
- Avery G. S. Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of *Nicotiana* and its relation to polarized growth // Bull. Torrey Bot. Club. 1935. Vol. 62. P. 313–330.
- Badizadegan M., Fafazoli E., Kheradnam M. Effect N° benzyladenine on vege-

- tative growth and tuber production in potato // Amer. Potato J. 1972. Vol. 49. P. 109-118.
- Baldev B., Lang A.* Control of flowering formation by growth retardants and gibberellin in *Samolus parviflorus*, a long-day plant // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. P. 408-417.
- Bangerth F.* Natural and synthetic plant growth substances in fruit growing // Abstr. 12 Intern. Conf. Plant Growth Subst. Heidelberg (FRG), 1985. 139 p.
- Barbat J., Ochesanu L.* The nature of the photoperiodical induction the presence of a Flowering inhibitor // Naturwissenschaften. 1965. Bd. 15. S. 458-459.
- Barber H. N.* Physiological genetics of *Pisum*. II: The genetics of photoperiodism and vernalization // J. Hered. 1959. Vol. 13. P. 33-50.
- Barber H. N., Paton D. M.* A genecontrolled flowering inhibitor in *Pisum* // Nature. 1952. Vol. 169. P. 592.
- Barber H. N., Paton D. M.* Physiological genetics of *Pisum*. I: Grafting experiments between early and late varieties Australian // J. Biol. Sci. 1955. Vol. 8. P. 231.
- Barendse G. W. N., Lang A.* Comparison of endogenous gibberellins and the rate of applied radioactive gibberellin A₁ in a normal and a dwarf strain of Japanese morning glory // Plant Physiol. 1972. Vol. 49. P. 836-841.
- Barton L. V.* Growth response of physiologie dwarfs of *Malus arnoldiana* Sarg. to gibberellic acid // Contribs. B. Thompson. Inst. Plant Res. 1956. Vol. 18. P. 8-10.
- Baszynsky T.* The effect of vitamin E on flower initiation in *Calendula officinalis* L. Grown in short day // Naturwissenschaften. 1967. Bd. 54. S. 339-340.
- Belliard J., Pernes J.* Analysis of a gene controlling on flowering step // La physiologie de la floraison. P., 1979. P. 228-232.
- Bennink G. J. H.* Flower development in chrysanthemum under long-day conditions by injections with the cytokinin benzyladenine // Plant growth substances. Hirokawa, Tokyo, 1973. P. 974-979.
- Bernier G.* Ontogénie du meristème apical de *Sinapis alba* (Crucifere L.) depuis la graine jusqu'à l'édification de l'inflorescence // C. r. Acad. sci. 1961. Vol. 252. P. 2750.
- Bernier G.* La nature complexe du stimulus floral et des facteurs de floraison // Etudes de biologie végétale: Hommage au professeur Pierre Chouard / Ed. R. Jacques. P., 1976. P. 243-264.
- Bernier G., Bronchart R., Kinet J. M.* Nucleic acid synthesis in the apical meristem of *Sinapis alba* during floral induction // Cellular and molecular aspects of floral induction / Ed. G. Bernier. L.: Longman, 1970. P. 51-79.
- Bernier G., Kinet J. M., Bronchart R.* Cellular events at the meristem during floral induction in *Sinapis alba* L. // Physiol. végét. 1967. Vol. 5. P. 311-324.
- Bernier G., Kinet J. M., Jacqumard A., Havelange A., Bodson M.* Cytokinin as a possible component of the floral stimulus in *Sinapis alba* // Plant Physiol. 1977. Vol. 60. P. 282-286.
- Bernier G., Kinet J. M., Sachs Ph. D.* The physiology of flowering. Boca Raton (Fla.): CRC press, 1981a. Vol. 1: The initiation of flowers. 149 p.
- Bernier G., Kinet J. H., Sachs R. M.* The physiology of flowering. Boca Raton (Fla.): CRC press, 1981b. Vol. II: Transition to reproductive growth. 231 p.
- Berry C. J., Salisbury P. A., Nalloran G. M.* Expression of vernalization in near-isogenic wheat lines: duration of vernalization period // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1980. Vol. 46. P. 35-41.
- Bhargava S. L.* A transmissible flower-bud inhibitor in the short-day plant *Salvia occidentalis* // Proceedings. C. 1963. Vol. 6. P. 63-68.
- Biddulph O.* Histological variations in cosmos in relation to photoperiodism // Bot. Gaz. 1935. Vol. 97. P. 139-155.
- Bigot C.* Action d'adénines substituées sur la synthèse des betacyanines dans la plantule d'*Amaranthus caudatus* L. Possibilité d'un test biologique du dosage des cytokinines // C. r. Acad. sci. D. 1968. Vol. 266. P. 349-351.
- Bismuth F., Miginiac E.* Influence of zeatin on flowering in root forming cut-

- tings of *Anagallis arvensis* L. // *Plant and Cell Physiol.* 1984. Vol. 25. P. 1073-1076.
- Biswas P. K., Paul K. B., Henderson J. H. M.* Effect of Chrysanthemum plant extract on flower initiation in short-day plants // *Physiol. plant.* 1966. Vol. 11. P. 875-882.
- Blaauw A. H., Luyten J., Hartsema A. H.* Shifting of periodicity. Adaptation and export of the Southern hemisphere hyacinth and tulip // *Verh. Kon. ned. akad. Westensch.* 1930. Bd. 26. Blz. 1-105.
- Blackman V. H.* Light and temperature and the reproduction of plants // *Nature.* 1936. Vol. 137. P. 931-934.
- Blondon F.* Action de différentes intensités d'éclairement en jours continues, à diverses températures sur le processus préparatoire à la floraison chez un clone de *Festuca arundinacea* Schreb // *C. r. Acad. sci. D.* 1972. Vol. 274. P. 218-221.
- Bocchi A., Lona F., Sachs R. M.* Photoperiodic induction of disbudded *Perilla* plants // *Plant Physiol.* 1956. Vol. 31. P. 480-482.
- Bodson M.* Variation in the rate of cell division in the apical meristem of *Sinapis alba* during transition to flowering // *Amer. J. Bot.* 1975. Vol. 39. P. 547-554.
- Bodson M.* Changes in the carbohydrate content of the leaf and the apical bud of *Sinapis* during transition to flowering // *Planta.* 1977. Vol. 135. P. 19-32.
- Bodson M., King R., Evans L. T., Bernier G.* The role of photosynthesis in flowering of the long-day plant *Sinapis alba* // *Austral. J. Plant Physiol.* 1977. Vol. 4. P. 467-478.
- Bonner J.* Experiments of photoperiod in relation to the vegetative growth of plants // *Plant Physiol.* 1940. Vol. 15. P. 319-325.
- Bonner J.* Inhibition of photoperiodic induction in *Xanthium* by applied auxin // *Bot. Gaz.* 1949. Vol. 110. P. 613-624.
- Bonner J.* Development // *Plant biochemistry.* N. Y.: Acad. press, 1965. 850 p.
- Bonner J., Liverman J.* Hormonal control of flower initiation // *Growth and differentiation in plants*/Ed. W. E. Loomis. Ames: Iowa State Coll. press, 1953. P. 283-308.
- Bonner J., Thurlow J.* Inhibition of photoperiodic induction in *Xanthium* by applied auxin // *Bot. Gaz.* 1949. Vol. 110. P. 613-624.
- Bonner J., Zeevaart J. A. D.* Ribonucleic acid synthesis in the bud an essential component of floral induction in *Xanthium* // *Plant Physiol.* 1962. Vol. 37. P. 43-49.
- Bonner J., Heftman E., Zeevaart J. A. D.* Suppression of flower induction by inhibition of steroid biosynthesis // *Ibid.* 1963. Vol. 38. P. 81-88.
- Booth A.* The role of growth substances in the development of stolons // *The growth of the potato*/Ed. J. D. Ivins, F. L. Milthorpe. L.: Butterworth, 1963. P. 99-113.
- Booth A., Lovell P. H.* The effect of pre-treatment with gibberellic acid on the distribution of photosynthate in intact and disbudded plants of *Solanum tuberosum* L. // *New Phytol.* 1972. Vol. 71. P. 795-804.
- Borthwick H. A., Hendricks S. B., Parker M. W.* Action spectrum for photoperiodic control initiation of a long-day plant, winter barley (*Hordeum vulgare*) // *Bot. Gaz.* 1948. Vol. 110. P. 103-118.
- Borthwick H. A., Parker M. W.* Photoperiodic perception in Biloxi Soybeans // *Ibid.* 1938a. Vol. 100. P. 347-387.
- Borthwick H. A., Parker M. W.* Effectiveness of photoperiodic treatments of plants of different age // *Ibid.* 1938b. Vol. 100. P. 245-249.
- Borthwick H. A., Parker M. W.* Floral initiation to Biloxi soybeans as influenced by age and position of leaf receiving photoperiodic treatment // *Ibid.* 1940. Vol. 101. P. 806-817.
- Borthwick H. A., Parker M. W., Hendricks S. B.* Wave-length dependence and the nature of photoperiodism // *Symp. Vernal. and Photoperiod.*/Ed. A. E. Murneek, O. R. Whyte. Waltham Mass (US), 1948. P. 71-82.
- Boysen-Jensen P.* Über die Leitung des phototropischen Reizes in Avena-Keimflanzen // *Ber. Dt. bot. Ges.* 1910. Bd. 28. S. 118-120.
- Brenner M. L., Brum W. A., Schussler J., Cheikh N., Hein M.* Effect of endoge-

- nous and exogenous plant growth substances on development and yield of soybeans // Abstr. 12th Intern. Conf. Plant Growth Subst. Heidelberg (FRG), 1985. 138 p.
- Brian P. W. Effects of gibberellins on plant growth and development // Biol. Rev. 1959. Vol. 34. P. 37-84.
- Brian P. W., Hemming H. G. The effect of gibberellic acid on shoot growth on pea seedlings // Physiol. plant. 1955. Vol. 8. P. 12-16.
- Brian P. W., Elson G. W., Hemming H. G., Radley M. J. The plant-growth-promoting properties of gibberellic acid, a metabolic product of the fungus gibberella fujikuroi // J. Sci. Food and Agr. 1954. Vol. 5. P. 602-612.
- Bronchart R., Bernier G., Kinet J. M., Havelange A. RNA synthesis in the cells of apical meristem of *Sinapis alba* during transition from vegetative to the reproductive condition // Planta. 1970. Vol. 91. P. 255-269.
- Bucovac M. Y., Wittwer S. H. Gibberellin and higher plants. II: Induction of flowering in biennials // Mich. Agr. Exp. Stat. Quart. Bull. 1957. Vol. 39. P. 650-660.
- Bünning E. Die endogene Tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion // Ber. Dt. bot. Ges. 1936. Bd. 54. S. 590-607.
- Bünning E. Studien über Photoperiodizität in den Tropen // Symp. Vernal. and Photoperiod. Waltham Moss (US), 1948. P. 161-166.
- Bünning E. Die Physiologische Uhr. Heidelberg: Springer, 1958. 183 S.
- Bünsow R., Harder R. Blütenbildung von Bryophyllum durch Gibberellin // Naturwissenschaften. 1956a. Bd. 43. S. 479-480.
- Bünsow R., Harder R. Blütenbildung von *Lopsana* durch Gibberellin // Ibid. 1956b. Bd. 43. S. 527-529.
- Bünsow R., Harder R. Blütenbildung von *Adonis* und *Rudbeckia* durch gibberellin // Ibid. 1957. Bd. 44. S. 453-454.
- Bünsow R., Penner J., Harder R. Blütenbildung bei *Bryophyllum* durch Extrakt aus Bohnensamen // Ibid. 1958. Bd. 45. S. 46-47.
- Butler W. L., Norris K. H., Siegelman H. W., Hendrichs S. B. Detection, assay and preliminary purification of the pigment controlling photoreponsive development of plants // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1959. Vol. 45. P. 1703-1709.
- Cabanne F., Martin-Tanguy J. Phénolamines associées à l'induction florale et à l'état reproducteur du *Nicotiana tabacum* var *Xanthée* // Physiol. végét. 1977. Vol. 15. P. 429-443.
- Carlson P. S., Smith H. H., Dearing R. D. Parasexual interspecific plant hybridization // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1972. Vol. 69. P. 2292-2294.
- Carr D. J. On the nature of the photoperiodic induction. I: Photoperiodic treatments applied to detached leaves. II: Photoperiodic treatments of de-budded plants // Physiol. plant. 1953. Vol. 6. P. 672-684.
- Carr D. J. The relationship between florigen and the flower hormones // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1967. Vol. 144. P. 305-312.
- Carr D. J., McComb A. J., Osborne L. D. Replacement of the requirement for vernalization in *Centaurium minus* Miench by gibberellic acid // Naturwissenschaften. 1957. Bd. 44. S. 428-429.
- Carr D. J., Melchers G. Auslösung von Blütenbildung bei der Kurztagpflanze *Kalanchoe blossfeldiana* in Langtagbedingungen durch Pflropfpartner // Ztschr. Naturforsch. B. 1954. Bd. 9. S. 216-218.
- Catarino F. M. Salt water, a growth inhibitor causing endopolyploidy // Port. acta biol. A. 1965. Vol. 9. P. 131-152.
- Cathey H. M. Physiology of growth retarding chemicals // Annu. Rev. Plant Physiol. 1964. Vol. 15. P. 271-302.
- Cathey H. M., Stuart N. W. Comparative plant growth-retarding activity of AMO-1618 Phosfon and CCC // Bot. Gaz. 1961. Vol. 123. P. 51-57.
- Chailakhyan M. Kh. Principles of ontogenesis and physiology of flowering in higher plants // Canad. J. Bot. 1961. Vol. 39. P. 1817-1841.
- Chailakhyan M. Kh. The role of gibberellins in photoperiodism and vernalization processes of plants // Wiss. Ztschr. Univ. Rostock. 1967. Jg. 16. S. 569-575.

- Chailakhyan M. Kh.* Internal factors of plant flowering // Annu. Rev. Plant Physiol. 1968. Vol. 19, P. 1-36.
- Chailakhyan M. Kh.* Mechanisms of regulation of plant flowering // Études de biologie végétale: Hommage au professeur Pierre Chouard/Ed. R. Jacques. P., 1976. P. 287-300.
- Chailakhyan M. Kh.* Hormonal substances in flowering // Plant growth substances. Ed. P. F. Wareing. L.: Acad. Press, 1982. P. 645-655.
- Chailakhyan M. Kh., Aksenova N. P., Konstantinova T. N., Bavrina T. V.* Use of tobacco stem calluses for the investigation of some regularities of plant flowering // Phytomorphology. 1974. Vol. 24. P. 86-96.
- Chailakhyan M. Kh., Aksenova N. P., Konstantinova T. N.* The callus model of plant flowering // Proc. Roy. Soc. London B. 1975. Vol. 190. P. 333-340.
- Chailakhyan M. Kh., Khryanin V. N.* The role of roots in sex expression in hemp plants // Planta. 1978a. Vol. 138. P. 185-187.
- Chailakhyan M. Kh., Khryanin V. N.* Effect of growth regulators and role of roots in sex expression in spinach // Ibid. 1978b. Vol. 142. P. 207-210.
- Chailakhyan M. Kh., Khryanin V. N.* The influence of growth regulators absorbed by the root on sex expression of hemp plants // Ibid. 1978c. Vol. 138. P. 181-184.
- Chailakhyan M. Kh., Khryanin V. N.* The role of leaves in sex expression in hemp and spinach // Ibid. 1979. Vol. 144. P. 205-207.
- Chandraratna M. F.* A gene for photoperiod sensitivity in rice lined with apical colour // Nature. 1953. Vol. 171. P. 1162-1163.
- Chandraratna M. F.* Genetics of photoperiod sensitivity in rice // J. Genet. 1955. Vol. 53. P. 215-223.
- Chapman H. W.* Potato tissue culture // Amer. Potato J. 1955. Vol. 32. P. 207-210.
- Chapman H. W.* Tuberization in potato plant // Physiol. plant. 1958. Vol. 11. P. 215-224.
- Charnay D., Courduroux J. C.* Acide abscissique et tuberisation in vitro de bourgeons de Topinambour (*Helianthus tuberosus* L. var D-19) // C. r. Acad. sci. 1972. Vol. 275. P. 2351-2354.
- Chinoy J. J.* A new concept of flowering on the basis of molecular and submolecular events occurring into shoot apex and the leaf of wheat // Indian J. Plant Physiol. 1969. Vol. 12. P. 67.
- Chojinski J. S., Moore T. C.* Photoinduction of ent-kaucene synthesis in pea shoots // X Intern. Conf. Plant Growth Subst. Madison, 1979. P. 11.
- Chouard P.* La journée courte ou l'acide gibberellique comme succédanées du froid pour la vernalisation d'une plante vivace en rosette, le *Scabiosa Succisa* L. // C. r. Acad. sci. 1957. Vol. 245. P. 2520-2522.
- Chouard P.* Présentation de quelques plants au cours d'expérimentation sur les facteurs de la floraison // Bull. Soc. bot. France. 1958. Vol. 105. P. 135-136.
- Chouard P.* Vernalization and its relation to dormancy // Annu. Rev. Plant Physiol. 1960. Vol. 11. P. 191-238.
- Chouard P., Aghion D.* Modalités de la formation des bourgeons floraux sur les cultures des segments de la tige du tabac // C. r. Acad. sci. D. 1961. Vol. 252. P. 3804-3807.
- Chouard P., Tran Thanh Van M.* L'induction florale et la mise à fleurs en rapport avec la meristematisation et en rapport avec la levée de la dominance apicale // Cellular and molecular aspects of floral induction/Ed. G. Bernier. L: Logman, 1970. 449 p.
- Chroboczek E. A.* Study of some ecological factors influencing seed stalk development in beets (*Beta vulgaris* L.) // Cornell Univ. Agr. Exp. Stat. Num. 1934. Vol. 154. P. 1-48.
- Claes H., Lang A.* Die Blütenbildung von *Hyoscyamus niger* in 48-stündigen Licht-Dunkel-Zyklen und Zyklen mit aufgeteilten Lichtphasen // Ztschr. Naturforsch. 1947. Bd. 26. S. 56-63.
- Cleland C. F.* The chemical control of flowering - a status report // Plant growth substances/Ed. Ph. Wareing. L.: Acad. press, 1982. P. 635-637.
- Cleland C. F., Ajami J.* Identification of the flower-inducing factor isolated

- from aphid honey dew as being salicylic acid // *Plant Physiol.* 1974. Vol. 54. P. 904-906.
- Cleland C. F., Tanaka O.* Effect of day-length on the ability of salicylic acid to induce flowering in the long-day plant *Lemna gibba* and the short-day plant *Lemna paucicostata* 6746 // *Ibid.* 1979. Vol. 64. P. 421-424.
- Cleland C. F., Tanaka O., Feldman L. J.* Influence of plant growth substances and salicylic acid on flowering and growth in the Lemnaceae (Duckweeds) // *Agr. Bot.* 1982. Vol. 13. P. 3-20.
- Cleland C. F., Zeevaart J. A. D.* Gibberellins in relation to flowering and stem elongation in the long-day plant *Silene armeria* // *Plant Physiol.* 1970. Vol. 46. P. 392-400.
- Cocking E. C.* Plant cell protoplasts - isolation and development // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1972. Vol. 23. P. 29-50.
- Collins W. T., Salisbury F. B.* Antimetabolites and flowering of Cocklebur // *Plant Physiol. Suppl.* 1960. Vol. 35. N 33.
- Cooke A. R.* Changes in free auxin content during the photoinduction of short-day plants // *Plant Physiol.* 1954. Vol. 29. P. 440-444.
- Cornforth J. W., Milborrow B. W., Ryback G., Wareing P. F.* Chemistry of physiology of dormin in sycamore. Identity of sycamore dormin with abscisic acid 1 // *Nature.* 1964. Vol. 205. P. 1269-1273.
- Correns C.* Die Vererbung der Geschlechts-formen bei den gynodiozischen Pflanzen // *Ber. Dt. bot. Ges.* 1906. Bd. 24. S. 459-474.
- Courdouroux J. C.* Sur la présence d'une substance de tuberisation dans un extrait brut de tubercules de Topinambour // *C. r. Acad. sci.* 1964. Vol. 259. P. 4791-4794.
- Courdouroux J. C.* Mécanisme physiologique de la tuberisation du topinambour // *Bull. Soc. franç. physiol. végét.* 1966. Vol. 12. P. 213-232.
- Curtis O. F., Chang H. T.* The relative effectiveness of the temperature of the crown as contrasted with that flowering of celery plants // *Amer. J. Bot.* 1930. Vol. 16. P. 1047-1048.
- Curtis P. J., Gross B. E.* Gibberellic acid: A new metabolite from the culture filtrates of *Gibberella fujicuroi* // *Chem. and Ind.* 1954. P. 1054-1066.
- Daniel L.* Nouvelles recherches sur la migration de l'inuline dans les greffes des composées // *C. r. Acad. sci.* 1923a. Vol. 177. P. 1135-1137.
- Daniel L.* Héritéité d'un acquis par greffe chez le Topinambour // *Ibid.* 1923b. Vol. 177. P. 1449-1452.
- Dawson R.* Accumulation of nicotine in reciprocal grafts of tomato and tobacco // *Amer. J. Bot.* 1942. Vol. 29. P. 66-71.
- Denffer D.* Über die Wechselbeziehungen zwischen und photoperiodische Reaktion bei einigen Lang- und Kurztags-pflanzen // *Planta.* 1940. Vol. 31. P. 418-448.
- Denffer D.* Blühhormon oder Blühhemmung Neue Gesichtspunkte zur Physiologie der Blütenbildung // *Naturwissenschaften.* 1950. Bd. 37. S. 317-321.
- Denisen E. L.* Response of kennebec potatoes to malefic hydrazine // *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1953. Vol. 62. P. 441-421.
- De-Ropp R.* Growth and structure of the first leaf of rye which cultivated in isolation or attached to the intact plant // *Ann. Bot. (Gr. Brit.).* 1946a. Vol. 10. P. 31.
- De-Ropp R.* The influence of roots on the growth of leaves and stems in rye // *Ibid.* 1946b. Vol. 10. P. 353.
- De Silva N. S.* Phospho-lipid and fatty-acid metabolism in relation to growth // *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie.* 1978. Vol. 86. P. 313-322.
- Devay M.* Biochemical processes of vernalization // *Acta Agron. Acad. sci. hung.* 1965. Vol. 14. P. 3-4.
- Deysson G.* La kinetine-hormone de croissance // *Rev. hort.* 1958. Vol. 133. P. 180-184.
- Diels L.* Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. B., 1906.
- Dilley D. R.* Applied uses of plant-growth substances - growth inhibitors // *Proc. X Intern. Conf. Plant Growth Subs. Madison, 1979. N. Y.; Berlin, 1980.* P. 392.

- Dostal R.* Photoperiodism and correlations in *Bryophyllum crenatum* // Rozpr. II tr. Čs. akad. 1949a. Roč. 59. S. 1.
- Dostal R.* On the question of flowering hormones // Sb. Čs. akad. zeměd. 1949b. Roč. 22. S. 241–248.
- Dostal R.* Morfogenetické pokusy s *Bryophyllum verticillatum* // Acta Akad. sci. nat. Morav. sil. 1950. Vol. 22. P. 57–98.
- Dostal R.* On integration of plants. Cambridge (Mass.), 1967. 218 p.
- Dostal R.* Growth correlations in *Bryophyllum* leaves and exogenous growth regulators // Biol. plant. Acad. sci. bohemosl. 1970. Vol. 12. P. 125–133.
- Downs R. J.* Photoreversibility of flower initiation // Plant Physiol. 1956. Vol. 31. P. 279.
- Draber W.* Pflanzenwachstums Regulatoren // Pflanzenschutz und Schädlingbekämpfung/Her. K. H. Büchel. Stuttgart: Thieme. 1977. S. 190.
- Durand B., Durand R.* Attempt toward developmental mechanisms in *Mercurialis annua* // La physiologie de la floraison. P., 1979. P. 221–227.
- Eaton F.* Assimilation – respiration balance as related to length of day reactions of soybeans // Bot. Gaz. 1924. Vol. 77. P. 311–321.
- El-Antably H. M., Wareing Ph. F.* Stimulation of flowering in certain short-day plants by abscisin // Nature. 1966. Vol. 210. P. 328–329.
- El-Antably H. M., Wareing Ph. F., Hillman J.* Some physiological responses to D, L – Abscisin (dormin) // Planta. 1967. Vol. 73. P. 74–90.
- Emerson R. A.* Control of flowering of Teosinte. Short-day treatment brings early flowering // J. Hered. 1924. Vol. 15. P. 41–48.
- Engelbrecht L.* Differences in the development of male and female hemp plants in relation to hormonal regulation // Proc. Inst. Sadown. Skierniewiczych. 1973. Roč. 3. S. 389.
- Esahi Y., Eguchi T., Nagao M.* The role of auxin in the photoperiodic tuberization in *Begonia evansiana* // Plant and Cell Physiol. 1964. P. 413–427.
- Evans L. T.* Inflorescence initiation in *Lolium temulentum*: Effect of plant-age and leaf area on sensitizing to photoperiodic induction // Austral. J. Biol. Sci. 1960a. Vol. 13. P. 123–131.
- Evans L. T.* The influence of environmental conditions on inflorescence development in some long-day grasses // New Phytol. 1960b. Vol. 59. P. 163–174.
- Evans L. T.* The nature of flower induction // The induction of flowering: Some case histories/Ed. L. T. Evans. Melbourne: Cornell Univ. press, 1969. P. 457–480.
- Evans L.* Flower induction and the florigen concept // Annu. Rev. Plant Physiol. 1971. Vol. 22. P. 365–394.
- Evans L. T.* Day-length and flowering of plants. L.: Benjamin, 1975. 152 p.
- Evans L. T., Bortwick H. A., Hendricks S. B.* Inflorescence initiation in *Lolium temulentum* L. VII: The spectral dependence of induction // Austral. J. Biol. Sci. 1965. Vol. 18. P. 745–762.
- Evans L. T., Knox R. B., Rijken A. H. G.* The nature and localization of early events in the shoot apex of *Lolium temulentum* L. during floral induction // Cellular and molecular aspect of floral induction/Ed. G. Bernier. L.: Longman, 1970. P. 192–205.
- Ewing E. E., Wareing P. F.* Shoot, stolon and formation on potato (*Solanum tuberosum* L.) cutting in response to photoperiod // Plant Physiol. 1978. Vol. 61. P. 348.
- Fabian T.* Beiträge zum Lang- und Kurztags Problem // Ztschr. Bot. 1938. Bd. 33. S. 305–357.
- Flood R. G., Halloran G. M.* The association of vernalization and photoperiod response in wheat // Cereal Research Communications. 1984. Vol. 12. P. 5–11.
- Flood R. G., Halloran G. M.* The nature and duration of gene action for vernalization response in wheat // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1984. Vol. 43. P. 363–368.
- Fontaine O., Ouque N., Miginiac E.* Inhibition de la floraison par la zéatine chez l'*Anagallis arvensis* L. soumis au traitement photopériodique inductif // C. r. Acad. sci. 1977. Vol. 284. P. 1413.

- Frankel R., Galun E. Pollination mechanisms reproduction and plant breeding. B.: Springer, 1974. 135 p.
- Frankland B., Wareing P. F. Effect of gibberellic acid on hypocotyl growth of lettuce seedlings // *Nature*. 1960. Vol. 23. P. 225-228.
- Fujioka S., Yamaguchi N., Takahashi S., Kaihara A., Takimoto A., Cleland C. Isolation and identification of nicotinic acid as a flower inducing factor in *Lemna* // *Plant and Cell Physiol.* 1986. Vol. 27. P. 103-108.
- Gale M. Towards super cereals // *New Sci.* 1974. Vol. 61. P. 248-251.
- Galston A. W. The effect of 2, 3, 5-triiodobenzoic acid on the growth and flowering of Soya beans // *Amer. J. Bot.* 1947. Vol. 34. P. 356-360.
- Galston A. W. *The life of Green Plant*. Englewood Cliffs (N. J.): Prentic Hall, 1961.
- Galun E. Effect of gibberellic acid and naphthaleneacetic acid on sex expression and some morphological characters in the cucumber plant // *Phyton*. 1959. Vol. 13. P. 1-8.
- Garner W. W. Comparative responses of long-day and short-day plants to relative length of day and night // *Plant Physiol.* 1933. Vol. 8. P. 347-366.
- Garner W. W., Allard H. A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction on plants // *J. Agr. Res.* 1920. Vol. 18. P. 553-606.
- Garner W. W., Allard H. A. Further studies in photoperiodism the response of the plant to relative length of day and night // *Ibid.* 1923. Vol. 23. P. 871-920.
- Garner W. W., Allard H. A. Localization of the response in plants to relative length of day and night // *Ibid.* 1925. Vol. 24. P. 556-562.
- Garner W. W., Allard H. A. Effect of abnormally long and short alternations of light and darkness on growth and development of plants // *J. Agr. Res.* 1931. Vol. 42. P. 629-651.
- Gaskin P., MacMillan J. GC-MS techniques for gibberellins // *Isolation of plant growth substances*/Ed. B. Hillman. Cambridge: Univ. press, 1978. P. 79-95.
- Gassner G. Beiträge zur physiologischen Charakteristik. Sommer und Winterannueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen // *Ztschr. Bot.* 1918. Bd. 10. S. 417-480.
- Gautheret R. J. The nutrition of plant tissue cultures // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1955. Vol. 6. P. 433-484.
- Gentcheff G., Gustafsson A. The cultivation of plant species from seed to flower and seed in different agar solutions // *Hereditas B.* 1940. Vol. 2. P. 250-256.
- Gifford E. H., Tepper H. Histochemical and autoradiographic studies of floral in *Chenopodium album* L. // *Amer. J. Bot.* 1962. Vol. 49. P. 706-714.
- Gilbert B. Interrelation of relative day length and temperature // *Bot. Gaz.* 1926. Bd. 81. P. 1-24.
- Gollin D. J., Darvill A. G., Albersheim P. Plant-cell wall fragments inhibit flowering and promote vegetative growth in *Lemna gibba* G 3 // *Biol. Cell. Scac. iss.* 1984. Vol. 51. P. 275-290.
- Gotoh N. A. A comparison of gibberellin-like substances in germinating cotyledons of tall and dwarf varieties of *Phaseolus vulgaris* L. // *Plant and Cell Physiol.* 1970. Vol. 11. P. 355-359.
- Götz O. Über die Brutknospenentwicklung der Cattung *Bryophyllum* in Langtag und Kurtzag // *Ztschr. Bot.* 1953. Bd. 41. S. 445.
- Grainger J. Studies upon the time of flowering of plants. The relation of nocturnal translocation to the time of flowering // *Ann. Appl. Biol.* 1938. Vol. 25. P. 1-19.
- Gregory F. G. The control of flowering in plants // *Symp. Soc. Exp. Biol.* 1948. Vol. 2. P. 75-103.
- Gregory L. E. Some factors for tuberization in the potato plant // *Amer. J. Bot.* 1956. Vol. 43. P. 281-288.
- Gregory F. G., Purvis O. N. Studies in vernalization of cereals. II: The vernalization of excised mature embryos and of developing ears // *Ann. Bot. (Gr. Brit.)*. 1938a. Vol. 2. P. 237-351.
- Gregory F. C., Purvis O. N. Studies in vernalization of cereals. III: The use of

- anaerobic conditions in the analysis of the vernalizing effect of low temperature during germination // *Ibid.* 1938b. Vol. 2. P. 753-764.
- Greppin H., Andersset G., Bonzon M., Penel C. Changement de l'état membranaire et mécanisme de la floraison // *Saussurea*. 1978. Vol. 9. P. 83-101.
- Greppin H., Horowitz B. A. Floral induction and the effect of red and far-red preillumination on the light-stimulated bioelectric response of Spinach leaves and photoperiodic induction // *Ztschr. Pflanzenphysiol.* 1975. Bd. 68. S. 336-345.
- Gressel J., Zilberstein A., Arzee T. Bursts of incorporation into RNA and ribonuclease activities associated with induction of morphogenesis in *Pharbitis* // *Develop. Biol.* 1970. Vol. 22. P. 31.
- Groenewald E. G., Vesser J. H. The effect of arachidonic acid, prostaglandins and inhibitors of prostaglandin synthetase on the flowering of excised *Pharbitis nil* shoot apices under different photoperiods // *Ztschr. Pflanzenphysiol.* 1978. Bd. 88. S. 423-429.
- Grove M. D., Spencer C. F. et al. Isolation and structure of a new growth-promoting steroid from *brassica napus* pollen // *Abstr. 10th Intern. Conf. Plant Growth Subst.* Madison, 1979. P. 25.
- Haagen-Smith A. J. et al. Isolation of indoleacetic acid from immature corn kernels // *Amer. J. Bot.* 1946. Vol. 33. P. 118.
- Halevy A. H., Biran J. Hormonal regulation of tuberization in *dahlia* // *Acta hort.* 1975. Vol. 47. P. 319-329.
- Halevy A. H. Recent advances in the use of growth substances in ornamental horticulture // *Abstr. 12th Intern. Conf. Plant Growth Subst.* Heidelberg, 1985. P. 139.
- Hammes P. S. Tuber initiation in the potato (*Solanum tuberosum* L.) // *Agroplanta*. 1971. Vol. 3. P. 73-74.
- Hammes P. S., Beyers E. A. Localization of the photoperiodic perception in potatoes // *Potato Res.* 1973. Vol. 16. P. 68-72.
- Hamner K. C. Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction // *Bot. Gaz.* 1940. Vol. 101. P. 658-687.
- Hamner K. C., Bonner J. Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development // *Bot. Gaz.* 1938. Vol. 100. P. 388-391.
- Hamner K. C., Bonner J. Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction // *Ibid.* 1940. Vol. 101. P. 658-687.
- Hamner K. C., Long E. M. Localization of photoperiodic perception in *Helianthus tuberosus* // *Ibid.* 1939. Vol. 101. P. 81-90.
- Hamner K. C., Nanda K. K. A relationship between application of indoleacetic acid and the high-intensity-light reactions of photoperiodism // *Ibid.* 1956. Vol. 118. P. 13-18.
- Hannelore R. Untersuchungen über den endogenen Gibberellin Gehalt an hoch- und niedrigwachsenden Kartoffelsorten // *Biochem. Physiol. Pflanzen.* 1976. Bd. 170. S. 67-75.
- Harada H. Étude des substances naturelles de croissance relation avec la floraison // *Rev. gén. bot.* 1962. Vol. 69. P. 201-297.
- Harada H., Bose T., Chervel J. Z. Effects of four growth-regulating chemicals on flowering of *Pharbitis nil* // *Ztschr. Pflanzenphysiol.* 1971. Bd. 64. S. 267-269.
- Harada H., Lang A. Effect of some 2-chloroethyl-trimethylammonium chloride analogues and other growth retardants on gibberellin biosynthesis in *Fusarium moniliforme* // *Plant Physiol.* 1965. Vol. 40. P. 176-183.
- Harada J., Wada K. Gibberellin response of Dwarf mutant of rice // *Tohoku J. Agr. Res.* 1968. Vol. 19. P. 19-26.
- Harder R., Bode O., Witsch H. Photoperiodische Untersuchungen in Kohlen-säure Atmosphäre bei der Kurztagpflanze *Kalanchoe blossfeldiana* // *Jb. Wissenschaft Bot.* 1944. Bd. 99. S. 381-394.
- Harder R., Bünsow R. Einfluß des Gibberellins auf die Blütenbildung bei *Kalanchoe blossfeldiana* // *Naturwissenschaften.* 1956. Bd. 43. S. 544.
- Harder R., Bünsow R. Über die Wirkung von Gibberellin auf Entwicklung und Blütenbildung der Kurztagpflanze *Kalanchoe blossfeldiana* // *Planta.* 1958. Vol. 51. P. 201-222.

- Harder R., Fabian I., Denffer D. Lichtintensität und Photoperiodismus // Züchter. 1937. Bd. 9. S. 41.
- Harder R., Gümmer G. Über die untere Kritische Tageslänge bei der Kurztagspflanzen *Kalanchoe Blossfeldiana* // Planta. 1947. Vol. 35. P. 88–99.
- Harder R., Keppler E., Reuss H. Beobachtungen über das Pflanzenwachstum und die Kohlensäureassimilation bei Kohlensäuredungung und nächtlicher Zusatzbeleuchtung // Gartenbauwissenschaft. 1931. Bd. 5. S. 388–427.
- Harder R., Witsch H. Über die Bedeutung der Kohlensäure und der photoperiodischen Belichtung für Blütenbildung der *Kalanchoe Blossfeldiana* // Naturwissenschaften. 1941. Bd. 29. S. 770–771.
- Harrington J. F., Rappaport L., Hood K. I. Influence of gibberellin on stem elongation and flowering of endive // Science. 1957. Vol. 125. P. 601–602.
- Hashimoto T., Tamura S. Effect of abscisic acid on the sprouting of acrial tubers of *Begonia evansiana* and *Dioscorea batatas* // Bot. Mag. 1969. Vol. 82. P. 69–75.
- Havelange A. Changements de l'appareil vacuolaire des cellules du meristème caulinaire du *sinapis alba* au cours du passage. De l'état végétatif à l'état floral // C. r. Acad. sci. 1972. T. 274. P. 2038–2040.
- Hayaschi F., Rappoport L. Isolation, crystallization and partial identification of potato factor II from potato tubers // Plant Physiol. 1966. Vol. 41. P. 53–58.
- Heide O. M. Effect of 6-benzylaminopurine and 1-naphthaleneacetic acid on the epyshyllens bud formation in *Bryophyllum* // Planta. 1965. Vol. 67. P. 281–297.
- Hemberg T. Significance of growth-inhibiting substances and auxins for the rest period of potatoes // Physiol. plant. 1949. Vol. 2. P. 24–36.
- Hermesen J. G. Th. Hybrid dwarfness in wheat // Euphytica. 1967. Vol. 16. P. 134–162.
- Heslop-Harrison J. Auxin and sexuality in *Cannabis sativa* // Physiol. plant. 1956. Vol. 4. P. 588.
- Heslop-Harrison J. The experimental modification of sex expression in flowering plants // Biol. Rev. 1957. Vol. 32. P. 38.
- Heslop-Harrison J. Sex expression in flowering plant. Meristem and differentiation // Brookhaven Symp. Biol. 1963. Vol. 16. P. 109–125.
- Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. *Cannabis sativa* L. // Induction of flowering / Ed. L. T. Evans. Melbourne: McMillan, 1969, P. 205–226.
- Hess D. Die selektive Blockierung eines an der Blühinduktion beteiligten Ribonucleinsäure Eiweiss-Systems durch 2 Thiouracil // Planta. 1959. Vol. 54. P. 74–78.
- Hess D. Die Beteiligung spezifischer Ribonucleinsäure während der Blühinduction // Ibid. 1961. Vol. 57. P. 29–43.
- Hieke R. Pflanzenphysiologische Untersuchungen über die Alkaloide. II: Zur Alkaloidführung der Pfropfpartner bei heteroplastischen Solanaceenpfropfungen // Ibid. 1942. Vol. 33. P. 185–205.
- Hillman W. C. The physiology of phytochrome // Annu. Rev. Plant Physiol. 1967. Vol. 18. P. 301–325.
- Hocking T. J., Hillman J. R., Wilkins M. B. Movement of abscisic acid in *Phaseolus vulgaris* plants // Nature. New Biol. 1972. Vol. 253. P. 124–126.
- Hoogendoorn J. A comparison of different vernalization techniques in wheat *Triticum aestivum* // J. Plant Physiol. 1984. Vol. 116. P. 11–20.
- Hota Ch., Israelstman G. F. Phosphatase activity and gibberellin levels in seeds of dwarf and normal cultivars of pea (*Pisum sativum* L.) // Ztschr. Pflanzenphysiol. 1978. Bd. 86. S. 241–249.
- Humphries E. C. Effect of gibberellic acid and CCC on growth of potato // Rothamsted Exp. Stat. Annu. Rep. Rothamsted. 1963. P. 89.
- Hurd-Karrer A. M., Dickson A. D. Carbohydrate and nitrogen relations in wheat plants with reference to type of growth under different environmental conditions // Plant Physiol. 1934. Vol. 9. P. 533–565.
- Hurter J., Umiker T., Buser H. R. Induction of fruit ripening by ethephon and 2-chlorophenoxy-acetic acid on tomatoes // Abstr. 10th Intern. Conf Plant Growth Subst. Madison, 1979. P. 31.

- Irmischer G.* Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente // Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg. 1922. Bd. 5. S. 23.
- Ishikawa K., Tateyama M.* Changes in hybridizable RNA in winter wheat embryos during germination and vernalization // Plant and Cell Physiol. 1977. Vol. 18. P. 875-882.
- Jacobs W. P., Suthers M.* The culture of apical buds of *Xanthium* and their use as a bioassay for flowering activity of ecdysterone // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. P. 836.
- Jacqumard A.* Action comparée de la photopériode et de l'acide gibberellique sur le méristème caulinaire de *Rudbeckia bicolor* Nutt // Bull. Acad. roy. Belg. 1964. Vol. 50. P. 174.
- Jacqumard A.* Histochemical localization of enzyme activity during floral evocation in shoot apical meristem of *Sinapis alba* // Protoplasma. 1978. Bd. 94. S. 315-324.
- Jacques M. C.* Transfert par voie du grattage du stimulus photopériodique // C. r. Acad. sci. 1973. Vol. 276. P. 1705.
- Jaffe M. J., Bridle K., Kopcewicz J.* On the regulatory mechanism in short-day plants // Flower. Newslett. 1986. P. 6-7.
- Jones D. F., McMillan J., Radley M.* Examination of the gibberellins of *Zea mays* and *Phaseolus multiflorus*, using thinlayer chromatograph // Nature. 1963. Vol. 202. P. 1310.
- Jones I. L., Roddick J. G.* Are steroids involved in plant sex expression? // Abstr. 12th Intern. Conf. Plant Growth Subst. Heidelberg, 1985. P. 15.
- Jones R. L., Lang A.* Extractable and diffusible gibberellins from light and dark-grown pea seedlings // Plant Physiol. 1968. Vol. 43. P. 629-634.
- Joseph C., Billat J., Come D.* Mise en évidence d'un facteur d'inhibition racinaire de la floraison de *Cichorium intybus* L. et levée de cette inhibition par froid // C. r. Acad. sci. C. 1982. Vol. 295. P. 417-420.
- Joseph C., Billat J., Soudain P., Come D.* The effect of cold, anoxia and ethylene on the flowering ability of buds of *Cichorium intybus* // Physiol. plant. 1985. Vol. 65. P. 146-160.
- Jung J.* Aims and possibilities of applied plant bioregulation // Abstr. 12th Intern. Conf. Plant Growth Subst. Heidelberg, 1985. P. 139.
- Kaihara S., Watanabe K., Takimoto A.* Flower-inducing effect of benzoic and salicylic acid in various strains of *Lemna paucicostata* and *Lemna minor* // Plant and Cell Physiol. 1981. Vol. 22. P. 819-825.
- Kandeler R.* Die Wirkung von Acetylcholin auf die photoperiodische Steuerung der Blütenbildung bei Lemnaceen // Ztschr. Pflanzenphysiol. 1972. Bd. 67. S. 86-92.
- Kannangara T., Durlay R. C., Simpson G. M.* Changes in hormones during development of sorghum grown under irrigated and stress conditions // Abstr. 10th Intern. Conf. Plant Growth Subst. Madison, 1979. P. 22.
- Kar R.* Über das Verhalten der Plastidenfarbstoffe photoperiodisch reagierender Pflanzen bei verschiedenen Lichtgenuss // Planta. Vol. 26. P. 420-462.
- Kasperbauer M. J., Tso T. S., Sorokin T. P.* Effect of end-of-day red and far-red radiation on free sugar, organic acids and amino acids of tobacco // Phytochemistry. 1970. Vol. 9. P. 2091-2095.
- Kato Y.* Studies on the physiological effect of gibberellin. I: On differential activity between gibberellin and auxin // Mem. Coll. Agr. Kyoto. Univ. 1953. Vol. 20. P. 189.
- Kawarada A., Sumiki Y.* The occurrence of gibberellin A₃ in water sprouts of citrus // Bull. Agr. Chem. Soc. Jap. 1959. Vol. 23. P. 343-344.
- Kawata S. J.* Appearance of ear and flowering main in the aseptic culture of excised stem major tips in rice and wheat plants // Proc. Jap. Acad. 1957. Vol. 33. P. 474.
- Kende H., Lang A.* Gibberellins and light inhibition of stem growth in peas // Plant Physiol. 1964. Vol. 39. P. 435-440.
- Kende H., Ninnemann H., Lang H.* Inhibition of gibberellic acid biosynthesis in *Fusarium moniliforme* by AMO-1618 and CCC // Naturwissenschaften. 1963. Bd. 50. S. 559-600.
- Ketellaper H. J., Barbaro A.* The role of photoperiod, vernalization and gibbe-

- rellic acid in floral induction in *Coreopsis grandiflora* Nutt // *Fyton*. 1966. Vol. 23. P. 33-41.
- Khudairi A. K., Hamner K. C.* The relative sensitivity of *Xanthium* leaves of different ages to photoperiodic induction // *Plant Physiol*. 1954. Vol. 29. P. 251-257.
- Khudairi A. K., Lang A. G.* Flowering hormone of short-day and long-day plants // VIII Congr. Intern. Bot. Paris, 1954. P. 331.
- Khurana J. P., Maheshwari S. C.* Some effects of salicylic acid on growth and flowering in *Spirodela polyrhiza* SP₂O // *Plant and Cell Physiol*. 1980. Vol. 21. P. 923-927.
- Kimura K.* Floral initiation in *Pharbitis nil* subjected to continuous illumination at relatively low temperatures. III: Effect of intensity and quality of light // *Bot. Mag.* 1964. Vol. 77. P. 115-121.
- Kinet J. M., Bernier G., Badson M., Jacquemard A.* Circadian rhythms and the induction of flowering in *Sinapis alba* // *Plant Physiol*. 1973. Vol. 51. P. 598-600.
- Kivilaan T., Zeevaart J. A. D.* Endogenous gibberellins and growth in the long-day rosette plant spinach // *Plant Res.* 1974. Vol. 73. P. 57-62.
- Klebs G.* Über Probleme der Entwicklung // *Biol. Zentr.-Bl.* 1904. S. 257-267, 289-305, 449-465, 481-501, 549-559, 601-614.
- Klebs G.* Fortpflanzung der Gewächse. Handwörterd // *Naturwissenschaften*. 1913. Bd. 4. S. 276-296.
- Klebs G.* Über die Blütenbildung von *Sempervivum* // *Flora*. 1918. Bd. 11-12. S. 128-151.
- Knapp R.* Über die Wirkung von Gibberellin auf Wachstum und Blütenbildung bei verschiedenen Temperatur und Licht Verhältnissen // *Ztschr. Naturforsch.* 1956. Bd. 11. S. 12-13.
- Knodel H.* Lässt sich die Klebsche Ansicht über die Abhängigkeit der Blütenbildung von der chemischen Zusammensetzung der Pflanze aufrechterhalten // *Ztschr. Bot.* 1936. Bd. 29. S. 449-501.
- Knott J.* Effect of a localized photoperiod on spinach // *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1934. Vol. 31. P. 152-154.
- Knox R., Evans L.* Inflorescence initiation in *Lolium temulentum*. XII: An autoradiographic study of evocation in the shoot apex // *Austral. J. Biol. Sci.* 1968. Vol. 21. P. 1083-1094.
- Köhler D.* Geschlechtsbestimmung bei Blütenpflanzen // *Ergeb. Biol.* 1964a. Bd. 27. S. 98-115.
- Köhler D.* Veränderung des geschlechts von *Cannabis sativa* durch Gibberellinsäure // *Ber. Dtsch. bot. Ges.* 1964b. Bd. 78. S. 275.
- Köhler D.* The content of gibberellin-like substances in dwarf and normal peas growing in red light and the effect of CCC on growth of peas // *Planta*. 1965. Vol. 65. P. 218-224.
- Köhler D.* Die Wirkung des Rotlichtes und das Wachstum von Erbsenkeimlingen und ihren Gehalt an Gibberellin-ähnlichen Substanzen // *Ztschr. Pflanzenphysiol.* 1970. Bd. 62. S. 426-435.
- Konar R. W., Nataraja K.* Morphogenesis of isolated floral buds of *Ranunculus sceleratus* L. in vitro // *Acta bot. neer.* 1969. Vol. 18. P. 680.
- Konstantinova T. N., Aksenova N. P., Bavrina T. B., Chailakhyan M. Kh.* Effect of light and phytohormones on morphogenesis in sterile culture // *Light and hormone interaction in plants: Abstracts*. Berlin: Humboldt Univ., 1985. P. 139a-143a.
- Kopcewich J.* Estrogens in short-day plants *Perilla ocimoides* and *Chenopodium rubrum* growth under inductive and noninductive light conditions // *Ztschr. Pflanzenphysiol.* 1972. Bd. 67. S. 373.
- Kopcewich J., Porazinski Z.* Effect of growth regulators, steroids and estrogen fraction from sage plants on flowering of a long-day plant, *Salvia splendens*, grown under noninductive light conditions // *Biol. plant.* 1974. Vol. 16. P. 132-135.
- Kraus E. I., Kraybill H. A.* Vegetation and reproduction with special reference to the tomato // *Ore. Agr. Coll. Exp. Stat. Bull.* 1918. P. 1-90.

- Krecule J.* Application of some inhibitors in studying the physiology of vernalization // *Biol. plant.* 1961. Vol. 3. P. 107–114.
- Krekule J.* Vernalization in wheat // *The manipulation of flowering*/Ed. J. Atherton. L.: Butterworths, 1987. P. 159–169.
- Krekule J., Pavlova L.* Possible role of growth substances in photoperiodic control of flowering // *Wiss. Ztschr. E.-M. Arndt-Univ. Griefswald. Math.-naturwiss. R.* 1980. Bd. 29. S. 41–45.
- Krekule J., Seidlova F.* Treatments that enhance flowering in the post-inductive period of a short-day plant *Chenopodium rubrum* L. // *Ann. Bot. (Gr. Brit.)*. 1973. Vol. 37. P. 615–618.
- Krekule J., Seidlova F.* *Brassica campestris* as a model for studying the effects of exogenous growth substances on flowering in long-day plants // *Biol. plant.* 1977. Vol. 19. P. 462.
- Kröner E.* Experimentelle Beiträge zum Photoperiodismus der vegetativen Vermehrung der gattung *Kalanchoe* // *Flora.* 1955. Bd. 142. S. 400–465.
- Kumar D., Wareing P. F.* Studies on tuberization in *Solanum andigena*. I: Evidence for the existence and movement of a specific tuberization stimulus // *New Phytol.* 1973. Vol. 72. P. 283–287.
- Kurashi S., Muir R. M.* Experimental studies on the secretion of *Fusarium* on rice plants. Mode of action of growth retarding chemicals // *Plant Physiol.* 1963. Vol. 38. P. 19–24.
- Kuroguchi S., Murofushi N., Ota G., Takahashi N.* Identification of gibberellins in the rice plant and quantitative changes of gibberellin A₁₉ throughout its life cycle // *Planta.* 1979. Vol. 146. P. 185–191.
- Kurosawa E.* Experimental studies on the secretion of *Fusarium heterosporum* on rice plants // *Trans. Natur. Hist. Soc. Formosa.* 1926. Vol. 16. P. 213–227.
- Laibach F.* Zur Ätiologie der Blütenbildung // *Naturwissenschaften.* 1943. Bd. 31. S. 246–251.
- Lance A.* Recherches cytologiques sur l'évolution des quelques meristèmes apicaux et sur ses variations provoqués par des traitements photopériodiques // *Ann. sci. natur. Bot. et biol. végét.* 1957. Vol. 18. P. 91.
- Lang A.* Beiträge zur Genetik des Photoperiodismus // *Ztschr. Naturforsch.* 1947. Bd. 26. S. 36–44.
- Lang A.* Beiträge zur Genetik des Photoperiodismus. Fartorenanalyse des Kurztagcharacters von *Nicotiana tabacum* Maryland Mammut // *Vernalization and photoperiodism: Symp. L.*, 1948. P. 1174–1189.
- Lang A.* Physiology of flowering // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1952. Vol. 3. P. 265–307.
- Lang A.* Stem elongation in a rosette plant induced by gibberellic acid // *Naturwissenschaften.* 1956a. Bd. 43. S. 257–258.
- Lang A.* Induction of flower formation in biennial *Hyoscyamus* by treatment with gibberellin // *Ibid.* 1956b. Bd. 43. S. 284–285.
- Lang A.* Gibberellin and flower formation // *Ibid.* 1956c. Bd. 43. S. 544.
- Lang A.* The effect of gibberellin upon flower formation // *Proc. Nat. Acad. Sci. US.* 1957. Vol. 43. P. 709–717.
- Lang A.* Gibberellin-like substances in photoinduced and vegetative *Hyoscyamus* plants // *Planta.* 1960. Vol. 54. P. 498–504.
- Lang A.* Physiology of flower initiation // *Encyclopedia of plant physiology*/Ed. W. Ruhland. B.: Springer, 1965. Vol. 15. P. 1380–1536.
- Lang A., Chailakhyan M. Kh., Frolova I. A.* Promotion and inhibition of flower formation in a day neutral plant in grafts with a short-day and long-day plant // *Proc. Nat. Acad. Sci. US.* 1977. Vol. 74. P. 2412–2416.
- Lang A., Liverman J. L.* The role of auxin in the photoperiodic response of long-day plants // *Rep. and Commun/8th Intern. Bot. Congr.* 1954. Vol. 11. P. 330–331.
- Lang A., Melchers G.* Über den hemmenden Einfluß der Blätter in der photoperiodischen Reaktion der Pflanzen // *Naturwissenschaften.* 1941. Bd. 29. S. 5–6.
- Lang A., Melchers G.* Die photoperiodische Reaktion von *Hyoscyamus niger* // *Planta.* 1943. Vol. 33. P. 653–702.
- Lang A., Melchers G.* Auslösung der Blütenbildung bei Langtagpflanzen unter

- Kurztagbegingungen durch Aufpropfung von Kurztagpflanzen // Ztschr. Naturforsch. B. 1948. Bd. 3. S. 108-111.
- Lang A., Sandoval J. A., Bedri A. Induction of bolting and flowering in *Hyas-cyamus* and *Samolus* by gibberellin material from a seed plant // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1957. Vol. 43. P. 960-964.
- Lang A., Scarbro K. Promotion and inhibition of flower formation in day-neutral plant in grafts with short and long-day plants // Plant research MSU-ERDA. East Lansing: Plant Res. Lab. Mich. Univ., 1977. P. 22-26.
- Law C. N. Genetical techniques available in wheat and their use in studying flowering // La physiologie de la floraison. P., 1979. P. 215-216.
- Law C. N., Worland A. J., Giorgi B. The genetic control of ear-emergence time by chromosomes 5A, and 5D of wheat // Heredity. 1976. Vol. 36. P. 49-58.
- Leopold A. C., Thimann K. V. The effect of auxin on flower initiation // Amer. J. Bot. Gaz. 1949. Vol. 115. P. 121-128.
- Letham D. S., Shannon I. S., McDonald R. The structure of Zeatin, a factor inducing cell division // Proc. Chem. Soc. 1964. N 7. P. 230.
- Letham D. S., Williams M. W. Regulators of cell division in plant tissues. VIII: The cytokinins of the apple fruit // Plant Physiol. 1969. Vol. 22. P. 925-928.
- Lewis C. F., Richmond F. R. The genetics of flowering response in cotton. I: Fruiting behaviour of *Gossypium hirsutum* var. *mariegalarte* in a cross with a variety American Upland // Genetics. 1957. Vol. 42. P. 499-509.
- Lewis C. F., Richmond F. R. The genetics of flowering response in cotton. II: Inheritance of flowering response in *Gossypium barbadense* // Ibid. 1960. Vol. 45. P. 79-85.
- Lidforss B. Die wintergrüne Flora // Lunds univ. Arsskriit. N. F. 1970. Bd. 2. S. 3.
- Lincoln R. G., Cunningham A., Flannner K. C. Evidence for a florigenic acid // Nature. 1964. Vol. 20. P. 559-561.
- Lincoln R. G., Hamner K. S. An effect of gibberellic acid on the flowering of *Xanthium* a short-day plant // Plant Physiol. 1958. Vol. 33. P. 101-104.
- Lincoln R. G., Raven K. A., Hamner K. C. Certain factors influencing expression of the flowering stimulus in *Xanthium*. I: Translocation and inhibition of the flowering stimulus // Bot. Gaz. 1956. Vol. 117. P. 193-206.
- Little T. M., Kantor J. H. Inheritance of earliness of flowering in the sweet pea // J. Hered. 1941. Vol. 32. P. 379-383.
- Lockard R. G., Grunwald C., Niraz I. M. Gibberellin activity in tall and dwarf tomatoes // Plant Physiol. 1970. Vol. 46. P. 18.
- Lockhart J. A. Reversal of the light inhibition of pea stem growth by gibberellin // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1956. Vol. 42. P. 841-842.
- Lockhart J. A. Mechanism of the photoperiodic process in higher plants // Encyclopedia of plant physiology. B.: Ruhland, 1961. Vol. 16. P. 390-438.
- Lockhart J. A. Kinetic studies of certain anti-gibberellins // Plant Physiol. 1962. Vol. 37. P. 759-764.
- Lona F. La fioritura delle brevidiurnal a notte contianua // Nuovo giorn. bot. ital. 1949a. Vol. 56. P. 479-514.
- Lona F. El'induzione fotoperiodica di foglie staccate // Boll. Soc. ital. biol. sper. 1949b. Vol. 25, pt 1/3. P. 761.
- Lona F. Osservazioni orientative circa l'effetto dell'acido gibberellico sullo sviluppo riproduttivo di alcune longidiurne et brevidiurne // Anteneo Parmense. 1956a. Vol. 27. P. 867-875.
- Lona F. L'azione dell'acido gibberellico sull'accrescimento caulinare di talune piante erbacee in condizioni esterne controllate // Nuovo giorn. bot. ital. 1956b. Vol. 63. P. 61-76.
- Lona F. Arione gibberellosimile di estratti ottenuti digiovauni structure fioralia di *Brassica napus* L. // Anteneo Parmense. 1957. Vol. 28. P. 111-115.
- Lona F., Bocchi E. Effetti morfogenetici ed organogenetici provocati della cinetina (kinetin) sur piante erbacee in condizioni esterne controllate // Nuovo giorn. bot. ital. N. S. 1957. Vol. 64. P. 236-246.
- Loo S. W. Cultivation of excised stem tips of dodder in vitro // Amer. J. Bot. 1946. Vol. 33. P. 295.

- Looney N. E. Growth regulators in apple production // Abstr. Proc. 10th Inter. Conf. Plant Growth Subst. Madison, etc., 1980. P. 409.
- Lord E. M. Physiological control on the production of cleistogamous and chasmogamous flowers in *Lamium ampercaule* L. // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1980. Vol. 44. P. 757-760.
- Lozhnikova V. N., Krekule J., Dudko H. D., Chailakhyan M. Ch. Fluctuation of endogeneous cytokinins in leaves and roots of short-day and long-day tobacco associated with photoperiodic induction // Biol. plant. 1986. Vol. 28. P. 43-46.
- Lozhnikova V. N., Krekule J., Seidlova F., Bavrina T., Chailakhyan M. Kh. Promotive effect of abscisic acid in flowering of *Chenopodium rubrum* as the result of decreasing apical dominance // Ibid. 1981. Vol. 23. P. 36-41.
- MacMillan J. Gibberellin metabolism: objectives and methodology // Ibid. 1985. Vol. 27. P. 164-171.
- MacMillan J., Seaton J. C., Suter P. J. Plant hormones. II: Isolation and structures of gibberellin A₆ and gibberellin A₉ // Proc. Chem. Soc. 1959. Vol. 325. P. 349-355.
- MacMillan J., Suter P. J. The occurrence of gibberellin A₁ in the seed of runner bean // Naturwissenschaften. 1958. Bd. 45. S. 46-50.
- Mann L. K. Effect of some environmental factors on floral initiation in *Xanthium* // Bot. Gaz. 1940. Vol. 102. P. 339-356.
- Marcelle R., Clijsters H., Van Poucke M. Photosynthesis and plant development / Ed. W. Junk Hagge, 1979. 340 p.
- Margara J. Étude comparative des effets du bromure d'allyltriméthyl ammonium et de l'acide gibbérellique sur le développement des espèces du genre Beta // Ann. physiol. végét. 1961. Vol. 3. P. 93-103.
- Margara J. Comparison in vitro of development of the terminal bud preexisting at the time of culture and of the evolution of the buds necrotic on explants of the root of *Cichorium intybus* L. // C. r. Acad. sci. D. 1966. Vol. 262. P. 870-873.
- Margara J. Sur l'amplitude des tissus au bourgeonnement et à l'initiation florale in vitro // C. r. Acad. sci. 1969. Vol. 268. P. 803-805.
- Margara P. Analyse expérimentale en culture in vitro du «besoin de vernalisation» chez *Cichorium intybus* L. // C. r. Acad. sci. D. 1973. Vol. 276. P. 2373-2376.
- Marth P. C., Audia W. V., Mitchell J. W. Effects of gibberellic acid on growth and development of plants of various genera and species // Bot. Gaz. 1956. Vol. 118. P. 106-111.
- Mauk C. S., Langille A. R. Physiology of tuberization in *Solanum tuberosum* L. Cis-zeatin riboside in the potato plant. Its identification and changes in endogenous levels as influenced by temperature and photoperiod // Plant Physiol. 1978. Vol. 62. P. 438-442.
- McDaniel C. N. Influence of leaves and roots on meristem development in *Nicotiana tabacum* L. cv. Wisconsin 38 // Planta. 1980. Vol. 148. P. 462-467.
- McDaniel C. N., Hsu F. C. Position-dependent development of tobacco meristems // Nature. 1976. Vol. 259. P. 564-565.
- McNair J. Angiosperms phylogeny on a chemical basis // Bull. Torrey Bot. Club. 1935. Vol. 62. P. 515-532.
- Melchers G. Die Wirkung von Genen, tiefen Temperaturen und blühenden Pfropfpartnern auf die Blühreife von *Hyoscyamus niger* L. // Biol. Zentr.-Bl. 1937. Bd. 57. S. 568-614.
- Melchers G. Die Blühormone // Ber. Dtsch. bot. Ges. 1939. Bd. 57. S. 29-48.
- Melchers G., Claes A. Auslösung von Blütenbildung bei Langtagpflanze *Hyoscyamus niger* in Kurztag Bedingungen durch Hemmung der Atmung in Dunkelphasen // Naturwissenschaften. 1943. Bd. 31. S. 249-252.
- Melchers G., Lang A. Weitere Untersuchungen zur Frage der Blühormone // Biol. Zentr.-Bl. 1941. Bd. 61. S. 16-39.
- Melchers G., Lang A. Auslösung von Blütenbildung bei der Langtagpflanze *Hyoscyamus niger* in Kurztagbedingungen durch Infiltration der Blätter mit Zuckerlösungen // Naturwissenschaften. 1942. Bd. 30. S. 588-590.
- Melchers G., Sacristan M. D., Holder A. A. Somatic hybrid plants of potato and

- tomato regenerated from fused protoplasts // *Carlsberg Res. Commun.* 1978. Vol. 43. P. 203–218.
- Menzell C. M. Tuberization in potato at high temperatures: Responses to gibberellin and growth inhibitors // *Ann. Bot. (Gr. Brit.)*. 1980. Vol. 46. P. 259–265.
- Michniewicz M., Kamenska A. Flower formation induced by kinetin and vitamin E treatment in long-day plant (*Arabidopsis thaliana*) // *Naturwissenschaften*. 1965. Bd. 52. S. 623.
- Michniewicz M., Lang A. Effect of nine different gibberellins on stem elongation and flower formation in cold-requiring and photoperiodic plants grown under non-inductive conditions // *Planta*. 1962. Vol. 58. P. 549–563.
- Miginiać E. Flowering and correlation between organs in *Scrophularia arguta* Sol. // Mechanism of regulation of plant growth/Ed. R. D. Bielski, L., 1974. P. 539–545. (*Proc. Roy. Soc. N. Z.*; Vol. 12).
- Miginiać E. Some aspects of regulation of flowering. Role of correlative factors on photoperiodic plants // *Bot. Mag. Spec. XXX*. Iss. 1978. Vol. 1. P. 159–173.
- Milborrow B. V. The identification of (+) – abscisin II (+) – dormin in plants and the measurement of its concentrations // *Planta*. 1967. Vol. 76. P. 93–113.
- Milburn J. A., Zimmermann M. H. Preliminary studies of sapflow in *Cocos nucifera* L. II: Phloem transport // *New Phytol.* 1977. Vol. 79. P. 543–558.
- Miller C. O., Skoog F., Sætta M., Strong F. M. Kinetin as cell division factor from desoxyribonucleic acid // *J. Amer. Chem. Soc.* 1955. Vol. 77. P. 1392.
- Mohan Ram H. Y., Jaiswal V. S. Induction of male flowers on female plants of *Cannabis sativa* and its inhibition by abscisic acid // *Planta*. 1972. Vol. 105. P. 263.
- Mohr H. Lectures on photomorphogenesis. Berlin: Springer, 1972. P. 1–237.
- Morgan P. W. Ethylene as an indicator and regulator in the development of field crops // *Abstr. 12th Intern. Conf. Plant Growth Subst. Heidelberg*, 1985. P. 138.
- Monthes K. The role of kinetin in plant regulation // *Regulateurs naturels de la croissance végétale*: 5th Intern. Conf. Plant Growth Subst. Paris: CNRS, 1964. Vol. 123. P. 131–140.
- Monthes K., Engelbrecht L. Kinetin und das Problem der Akkumulation löslicher Stickstoffverbindungen // *Monatsber. Dt. Acad. Wiss. Berlin*, 1959. Bd. 1. S. 367.
- Monthes K., Engelbrecht L., Kulajeva O. Über die Wirkung des Kinetins auf Stickstoffverteilung und Eiweiß B-Synthese in isolierten Blättern // *Flora*. 1959. Bd. 147. S. 445.
- Mullins M. G. Regulation of flowering in the grapevine (*Vitis vinifera* L.) // *Plant growth substances*. Madison (Wis.): Springer, 1980. P. 323–330.
- Murashige K., Murashige V. Effects of 8-azaguanine, thiauracil and ethionine on floral initiation and vegetative development in seedlings of *pharbitis* Nill Chois // *Bot. Mag.* 1962. Vol. 75. P. 270–272.
- Murashige T. Plant growth substances in agricultural applications of tissue culture // *Proc. 10th Intern. Conf. Plant Growth Subst. Madison*, 1979. N. Y.; Berlin, 1980. P. 426.
- Murfet J. C. Environmental interaction and the genetics of flowering // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1977. Vol. 28. P. 253–278.
- Murfet J. C. The physiological genetics of flowering in the garden pea // *La physiologie de la floraison* P., 1979. P. 212–214.
- Murneek A. E. Biochemical studies of photoperiodism in plants // *Mo. Univ. Agr. Exp. Stat. Res. Bull.* 1937. Vol. 268. P. 1–84.
- Murneek A. E. Length of day and temperature effects in *Rudbeckia* // *Bot. Gaz.* 1940. Vol. 102. P. 269–280.
- Murokami G. Occurrence of water-soluble gibberellin in higher plants // *Bot. Mag.* 1961. Vol. 75. P. 451–452.
- Nakayama S., Hashimoto T. Effects of abscisic acid on flowering in *Pharbitis nil* // *Plant and Cell Physiol.* 1973. Vol. 14. P. 419–422.

- Napp-Zinn K.* On the genetical basis of vernalization requirement in *Arabidopsis thaliana* // *La physiologie de la floraison*. P., 1979. P. 217–220.
- Nasr T. A. A., Wareing Ph.* Studies on flower initiation in black currant. I: Some internal factors affecting flowering. II: Photoperiodic induction of flowering // *J. Hort. Sci.* 1961. Vol. 36. P. 1–10, 11–17.
- Naylor A. W.* Effects of some environmental factors on photoperiodic induction of beet and dill // *Bot. Gaz.* 1941. Vol. 102. P. 557–575.
- Naylor E.* The morphology of regeneration in *Bryophyllum calycinum* // *Amer. J. Bot.* 1932. Vol. 19. P. 32–37.
- Nehemia A., Amos R.* Endogenous gibberellin and abscisic acid content as related to senescence of detached lettuce leaves // *Plant Physiol.* 1978. Vol. 62. P. 224–228.
- Nestor C., Enrique P. A., Horacio A.* Estudios preliminares sobre substancias tipo gibberelinas en apices de cana de azucar y su relacion con la induccion fotoperiodica // *Rev. ind. y agr. Tucuman*. 1972. Vol. 49. P. 4.
- Nicolas-Prat D. C.* Effet de la température sur l'organogenèse florale in vitro chez le *Nicotiana tabacum* L. // *C. r. Acad. sci.* 1969. Vol. 269. P. 573–576.
- Nicolas-Prat D. C., Ebrahim-Zaden H.* Apport glucidique éclaircissement dans leurs rapports avec l'organogenèse floral in vitro chez *Nicotiana tabacum* L. // *Les cultures de tissus de plantes*. Strasbourg, P.: Coll. Nat. CNRS, 1968. P. 83–91.
- Nightingale G. F.* The chemical composition of plants in relation to photoperiodic changes // *Wis. Agr. Stat. Bull.* 1927. N 74. P. 1–68.
- Ninnemann H., Zeevaert J. A. D., Kende H., Lang A.* The plant growth retardant CCC as inhibitor of gibberellin biosynthesis in *Fusarium moniliforme* // *Planta*. 1964. Vol. 61. P. 229–235.
- Nitsch C., Nitsch J. P.* The induction of flowering in vitro in stem segments of *Plumbago indica* L. II: The production of reproductive buds // *Ibid.* 1967. Vol. 72. P. 371–384.
- Nitsch C., Nitsch J. P.* Floral induction in a short-day plant, *Plumbago indica* L. by 2-chloroethanephosphonic acid // *Plant Physiol.* 1969. Vol. 44. P. 1747.
- Nitsch J. P.* Présence des gibberellines d'un l'albume immature du pommier // *Bull. Soc. bot. France*. 1958. Vol. 105. P. 479–482.
- Nitsch J. P.* Existence d'un stimulus photopériodique non-spécifique capable de provoquer la tuberisation chez *Helianthus tuberosus* L. // *Ibid.* 1965. Vol. 112. P. 333–340.
- Nitsch J. P.* Photopériodisme et tuberisation // *Bull. Soc. franç. physiol. végét.* 1966. Vol. 12. P. 233–246.
- Nitsch J. P.* Induction in vitro de la floraison chez la plante de jour *Plumbago indica* // *Ann. sci. natur. bot.* 1968. Vol. 129. P. 1–2.
- Nitsch J. P., Harada H.* Production des fleurs en jours courts par l'alcool furfurylique chez *Rudbeckia speciosa* // *Bull. Soc. bot. France*. 1958. Vol. 105. P. 319–322.
- Nitsch J. P., Nitsch C.* Auxin-dependent growth of excised *Helianthus tuberosus* tissues // *Amer. J. Bot.* 1956. Vol. 43. P. 839–851.
- Nitsch J. P., Nitsch C.* La problématique de l'action des auxines sur la division cellulaire: Présence d'un cofacteur de division dans le tubercule de topinambour // *Ann. physiol. végét.* 1960. Vol. 2. P. 261–268.
- Nitsch J. P., Nitsch C.* The induction of flowering in *Nicotiana* // III: Variation in the level of endogenous growth substances. // *Amer. J. Bot.* 1965. Vol. 52. P. 591–598.
- Nougarede A.* Le meristème caulinaire des angiospermes, problèmes posés par le passage à la phase reproductive // *Bull. soc. Franc. physiol. végét.* 1965. Vol. 11. P. 105.
- Nougarede A., Bernier G.* The intermediate in photoperiodic and cold-requiring plants, its signification // Differentiation of Apical meristem and some problem of ecological regulation of development of plants / Ed. G. Bernier. Praha: Academia, 1966.
- Nougarede A., Bronchart R., Bernier G., Rondet P.* Compartiment du meristème apical du *Perilla nankinensis* (Lour) Deche en relation avec les conditions photopériodiques // *Rev. gén. bot.* 1964. Vol. 71. P. 205.

- Ochesanu C., Barbat J.* The descendent translocation of the anthesis natural inhibitors // *Rev. roum. biol. Sér. bot.* 1968. Vol. 13. P. 325-329.
- Ogawa J.* Quantitative difference of gibberellin-like substances in normal and dwarf varieties of *Pharbitis nil* // *Bot. Mag.* 1962. Vol. 75. P. 449.
- Ogawa J., King R. W.* Indirect action of benzyladenine and other chemicals on flowering of *Pharbitis nil* Chois // *Plant Physiol.* 1979. Vol. 63. P. 643-649.
- Ohlrogge J. B., Garcia-Martinze J., Adams D., Rapport L.* Subcellular compartmentation of gibberellin A₁, applied to barley seedlings // *Abstr. 10th Intern. Conf. Plant Growth Subst.* Madison, 1979. P. 9.
- Okagami N., Esahi Y., Nagao M.* Gibberellin-induced inhibition and promotion of sprouting in aerial tubers of *Begonia evansiana* and in relation to photoperiodic and tuber storage // *Planta.* 1977. Vol. 136. P. 1-6.
- Okazawa Y.* Physiological studies on the mechanism of tuberization of potato plants // *Proc. Crop. Sci. Soc. Jap.* 1955. Vol. 23. P. 247-248.
- Okazawa Y.* Studies on the occurrence of natural gibberellin and its effect on the tuber formation in the potato plants // *Ibid.* 1959. Vol. 38. P. 129-133.
- Okazawa J.* Physiological studies on the tuberization of potato plants // *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.* 1967. Vol. 55. P. 267-336.
- Overbeek K. J.* Control of flower formation and fruitsize in the pineapple // *Bot. Gaz.* 1946. Vol. 108. P. 64-71.
- Páldi E., Dévay M.* Ribosomal RNA synthesis in spring and winter wheat varieties at temperatures active for vernalization and at neutral and de-vernalization temperatures // *Biochem. und Physiol. Pflanzen.* 1977. Vol. 171. P. 249-259.
- Palmer C. E., Barker W. G.* Influence of ethylene and kinetin on tuberization and enzyme activity in *Solanum tuberosum* L. stolons cultured in vitro // *Ann. Bot. (Gr. Brit.).* 1973. Vol. 37. P. 85-93.
- Palmer C. E., Smith O. E.* Effect of abscisic acid on elongation and kinetin-induced tuberization of isolated stolon of *Solanum tuberosum* L. // *Plant and Cell Physiol.* 1969. Vol. 10. P. 657-664.
- Palmer C. E., Smith O. E.* Effect of kinetin on tuber formation of isolated stolons of *Solanum tuberosum* L. cultured in vitro // *Ibid.* 1970. P. 303-314.
- Parker M. W., Borthwick H. A.* Effect of variation in temperature during photoperiodic induction upon initiation of flower primordia on Biloxi Soybean // *Bot. Gaz.* 1939. Vol. 101. P. 145-167.
- Parker M. W., Borthwick H. A.* Floral initiation in Biloxi Soybeans as influenced by photosynthetic activity during the induction period // *Ibid.* 1940. Vol. 102. P. 256-269.
- Parker M. W., Hendricks S. B., Borthwick H. A., Scully N. J.* Spectrum for photoperiodic control of floral initiation short-day plants // *Ibid.* 1946. Vol. 108. P. 1-26.
- Paulet P.* Étude de la néoformation in vitro des bourgeons végétatifs des floraux // *Rev. gén. bot.* 1965. Vol. 72. P. 697-792.
- Paulet P.* Role des composés phénoliques dans l'organogenèse // *Mém. Soc. bot. France.* 1970. N 1. P. 91-94.
- Paulet P., Nitsch J. P.* La néoformation des fleurs sur cultures in vitro des racines de *Cichorium intybus* L.: Étude physiologique // *Ann. physiol. végét.* 1964. Vol. 6. P. 333-345.
- Pavlova H., Krekule J.* Fluctuation of free IAA under inductive and non-inductive photoperiods in *Chenopodium rubrum* // *Plant Growth Regul.* 1984. Vol. 2. P. 91-98.
- Penner J.* Über der Einfluß von Gibberellin auf die photoperiodisch Bedingungen Blühvorgänge bei *Bryophyllum* // *Planta.* 1960. Vol. 55. P. 542-572.
- Pharis R. P.* Flowering of *Chrysanthemum* under non-inductive long days by gibberellins and N⁶-benzyladenine // *Planta.* 1972. Vol. 105. P. 205-212.
- Pharis R. P.* Precocious flowering in conifers: the role of plant hormones // *Toward the future forest: Applying physiology and genetics to the domestication of trees* // *Ed. F. T. Ledig. Yale: 1974. N 85. P. 51. (Yale Univ. School Forest. and Environ. Stud. Bull.).*
- Pharis R. P., Morph E.* Precocious flowering of coastal and giant redwood with gibberellins A₃, A_{4/7} and A₁₃ // *Bioscience.* 1969. Vol. 19. P. 719-720.

- Pharis R. P., Ross S. D.* Gibberellins: their potential uses in forestry // Outlook Agricult. 1976. Vol. 9. P. 82.
- Phillips J. D. J., Vlitos A. J., Cutrer H.* The influence of gibberellic acid upon the endogenous growth substances of the Alaska pea // Contr. B. Thompson Inst. Plant. Res. 1959. Vol. 20. P. 111–120.
- Phinney B. O.* Growth response of single gene dwarf mutants in maize to gibberellic acid // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1956. Vol. 42. P. 185–189.
- Phinney B. O.* Dwarfing genes in Zea mays and their relation on the gibberellin // Plant Growth Regul. 1961. P. 489–501.
- Phinney B. O.* Genes, gibberellins, and mutator dwarfs of Zea mays (maize) // Abstr. 12th Intern. Conf. Plant Growth Subst. Heidelberg, 1985. P. 1.
- Phinney B. O., West C. A., Ritzel M., Nelly P. M.* Evidence of gibberellin-like substances from flowering plants // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1957. Vol. 43. P. 398–402.
- Pierard D., Jacquard A., Bernier G., Salmon J.* Appearance and disappearance of proteins in the shoot apical meristem of Sinapis alba in transition to flowering // Planta. 1980. Vol. 150. P. 397–405.
- Platenius H.* Carbohydrate and nitrogen metabolism in the cerealy plant as related to premature seeding // Cornell Univ. Agr. Exp. Stat. Mem. 1932. P. 1–60.
- Pol P. A. van de.* Floral induction, floral hormones and flowering // Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen. 1972. Bd. 72. S. 1.
- Preston W. H., Link C. B.* Use of 2, 4-dichlorobenzyltributylphosphonium chloride to dwarf plants // Plant Physiol. Suppl. 1958. Vol. 33. Suppl. xlix.
- Proano V. A., Greene G. L.* Endogenous gibberellins of a radiation induced single gene dwarf mutant of bean // Ibid. 1968. Vol. 43. P. 613–618.
- Pugsley A. T.* The impact of plant physiology on Australian wheat breeding // Euphytica. 1983. Vol. 32. P. 743–748.
- Purochit A. N., Tregunna F. B.* Effect of carbon dioxide on Pharbitis, Xanthium and Silene in short days // Canad. J. Bot. 1974. Vol. 52. P. 1283–1291.
- Purvis O. N.* An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to the effect of length of day // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1934. Vol. 48. P. 919–955.
- Purvis O. N.* Studies in the vernalization of cereals: The role of carbohydrate and nitrogen supply in the vernalization of excised embryos of Petkus Winter rye // Ibid. 1944. Vol. 8. P. 285–314.
- Purvis O. N.* Effect of gibberellin on flower initiation and stem extension in Petkus winter rye // Nature. 1960. Vol. 185. P. 479.
- Purvis O. N., Gregory F. G.* Studies in vernalization of Cereals. I: Comparative study of vernalization of winter rye by low temperature and by short day // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1937. Vol. 4. P. 569–592.
- Queiroz O.* Circadian rhythms and metabolic patterns // Annu. Rev. Plant Physiol. 1974. Vol. 25. P. 115–134.
- Quinby J. R., Karper R. E.* The effect of short photoperiod on sorghum varities and first generation hybrids // J. Agr. Res. 1947. Vol. 75. P. 295–300.
- Radley M.* Occurrence of substances similar to gibberellic acid in higher plants // Nature. 1956. Vol. 178. P. 1070–1081.
- Radley M.* Comparison of endogenous gibberellins and response to applied gibberellin of some dwarf and tall wheat cultivars // Planta. 1970. Vol. 92. P. 292–300.
- Raghavan V., Jacobs W.* Studies in the floral histogenesis and physiology of Perilla. II: Floral induction in cultured apical buds of P. Frutescens // Amer. J. Bot. 1961. Vol. 48. P. 751–760.
- Ramiah K.* Inheritance of flowering duration in rice // Indian J. Agr. Sci. 1933. Vol. 3. P. 377–410.
- Reid J. B., Murfet J. C.* Flowering in Pisum: the effect of genotype, plant age, photoperiod and number of inductive cycles // J. Exp. Bot. 1977. Vol. 28. P. 841–849.
- Resende F.* Long-short day plants // Port. acta biol. A. 1952. Vol. 3. P. 318–321.
- Resende F.* Acerca do impulso floral au plantas de «Dia longo-curto» e plantas

- de «Dia curto-longo» // Rev. Fac. cienc. Lisboa C. 1953. Vol. 3. P. 447–534.
- Resende F.* Influence in grafting of the hypobiont of flowering of the epibiont // Port. acta biol. A. 1954. Vol. 4. P. 91–95.
- Resende F.* On the transmission of the floral state, through grafting, from LSDP or SDP-donors to LSDP-acceptors in LD and SD evidence for the separation of growth-hormones in this transmission // Ibid. 1959a. Vol. 6. P. 1–16.
- Resende F., Viana M.* Gibberellin and sex expression // Ibid. 1959b. Vol. 6. P. 77–98.
- Riddell J. A., Hageman H. A., J'Anthony C. M., Hubbard W. L.* Retardation of plant growth by a new group of chemicals // Science. 1962. Vol. 136. P. 391–392.
- Risch H.* Untersuchungen über den endogenen Gibberellin Gehalt an hoch – und niedrigwachsenden Kartoffel sorten // Biochem. und Physiol. Pflanz. 1976. Bd. 170. S. 67–75.
- Roberts R. H., Struckmeyer B. E.* The effects of temperature and other environmental factors upon the photoperiodic responses of some of the higher plants // J. Agr. Res. 1938. Vol. 56. P. 633–677.
- Roberts R. H., Struckmeyer B. E.* Further studies on the effect of temperature and other environmental factors upon the photoperiodic responses of plants // Ibid. 1939. Vol. 59. P. 699–710.
- Roberts R. H., Struckmeyer B. E.* Stimulation of flowering with lipid plant extract // Plant Physiol. 1960. Vol. 35. P. 81–96.
- Rodrigues Pereira A. S.* Physiological experiments in connection with flower formation in Wedgewood iris (Iris cv. Wedgewood) // Acta bot. neer. 1962. Vol. 11. P. 97–138.
- Ross C.* Antimetabolic studies and the possible importance of leaf protein synthesis during induction of flowering in the cockle-bur // Cellular and molecular aspects of floral induction. L.: Longman, 1970. P. 139–151.
- Sachs J.* Stoff und Form der Pflanzenorgane // Arbeiten. bot. Inst. Würzburg. 1888. Bd. 3. S. 452–488; Bd. 4. S. 689–718.
- Sachs J.* Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung // Ibid. 1880. Bd. 3. S. 372–388.
- Sachs R. M.* Floral initiation in *Cestrum nocturnum* L. I: A long-short-day plant // Plant Physiol. 1956. Vol. 31. P. 185–192.
- Sachs R. M.* Metabolism and energetics in flowering (final report) // La physiologie de la floraison. P.: CNRS, 1978. P. 172–208.
- Sachs R. M., Bretz C., Lang A.* Cell division and gibberellic acid // Exp. Cell Res. 1959. Vol. 18. P. 230–238.
- Sachs R. M., Hackett W., Ramina A., Maloof C.* Photosynthesis and plant development. Netherlands, 1979. 95 p.
- Sadik S., Ozbun J. L.* The association of carbohydrate changes in the shoot tip of Cauliflower with flowering // Plant Physiol. 1968. Vol. 43. P. 1696–1699.
- Salisbury F. B.* The dual role of auxin in flowering // Ibid. 1955. Vol. 30. P. 327–334.
- Salisbury F.* Growth regulators and flowering. I: Survey of methods // Ibid. 1957. Vol. 32. P. 606–608.
- Salisbury F. B.* Photoperiodism and the flowering process // Annu. Rev. Plant Physiol. 1961. Vol. 12. P. 293–326.
- Salisbury F. B.* The flowering process. N. Y.: Pergamon press, 1963. 234 p.
- Salisbury F. B., Bonner J.* Inhibition of photoperiodic induction by 5-fluorouracil // Annu. Rev. Plant Physiol. 1960. Vol. 35. P. 173–177.
- Salmon S. C.* The relation of winter temperatures to the distribution of winter and spring wheat // J. Amer. Soc. Agron. 1917. Vol. 9. P. 21–24.
- Sampath S., Seshu D. V.* Genetics of photoperiodic response in rice // Indian J. Genet. and Plant Breed. 1961. Vol. 21. P. 38–42.
- Sarkar S.* Versuche zur Physiologie der Vernalization // Biol. Zentr.-Bd. 1958. Bd. 77. S. 1–49.
- Schaeverbere-Sacre J.* Action des quelques facteurs de la rhizo-genèse sur le contenu glucidique des tissus de tubercules de Topinambour cultivés in vitro // C. r. Acad. sci. 1970. Vol. 271. P. 2106–2109.

- Schapelle N. A.* Effect of narrow ranges of wavelengths of radiant energy, and other factors of the reproductive growth of long-day and short-day plants // Cornell. Univ. Agr. Exp. Stat. Mem. 1936. N 185.
- Schreven D. A. van.* On the physiology of tuber formation in potatoes. I: Premature tuber formation // Plant and Soil. 1956. Vol. 8. P. 49–55.
- Schwabe W. W.* Studies of long-day inhibition in short-day plants // J. Exp. Bot. 1959. Vol. 10. P. 317–329.
- Searle N. E.* Persistence and transport of flowering stimulus in *Xanthium* // Plant Physiol. 1961. Vol. 36. P. 656–662.
- Seelhorst C.* Einfluß vorübergehender Temperaturerniedrigung auf die Entwicklung von Winterfrüchten, welche im Frühjahr gesät werden // Ztschr. Landwiss. 1898. Bd. 46. S. 50–51.
- Seidlova F.* Induction of flowering of *Chenopodium rubrum* L. after the action of actinomycin D // Biol. plant. 1968. Vol. 10. P. 318–321.
- Seidlova F., Krekule J.* Effects of kinetin on growth of the apical meristem and floral differentiation in *Chenopodium rubrum* L. // Ann. Bot. 1977. Vol. 41. P. 755–763.
- Sembdner G., Weiland J., Aurich K., Schreiber K.* Isolation structure and metabolism of gibberellin glucoside // Plant growth regulators: SCJ monograph. L.: Soc. Chem. Industry, 1968. N 31. P. 70–80.
- Sen S. P., Leopold A. C.* Influence of light and darkness upon carbon dioxide fixation // Plant Physiol. 1956. Vol. 31. P. 323–327.
- Shinozaki M. A., Takimoto A.* Correlation between long-day flowering and root elongation in *Pharbitis nil* Strain Kidachi // Plant and Cell Physiol. 1982. Vol. 23. P. 1055–1062.
- Shreve F.* Role of winter temperatures in determining distribution of plants // Amer. J. Bot. 1914. Vol. 1. P. 194–202.
- Singh B. N., Lal K. N.* Investigation of the effect of age on assimilation of leaves // Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1935. Vol. 49. P. 291–307.
- Sironval C.* La photopériode et la sexualisation du fraisier des quatre saisons à fruits rouges (métabolisme chlorophyllien et hormone florigène) // C. r. rech. IRSTIA. 1957. Vol. 23. P. 48.
- Skoog F.* Growth and organ formation in tobacco tissue culture // Amer. J. Bot. 1944. Vol. 31. P. 19–21.
- Skoog F.* Growth factors, polarity and morphogenesis // Ann. Biol. (Gr. Brit.). 1955. Vol. 31. P. 201–213.
- Skoog F., Miller C.* Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured in vitro // Symp. Soc. Exp. Biol. Cambridge: Univ. press, 1957. Vol. 11. P. 118–131.
- Smillie R. M., Melchers G. von, Wettstein D.* // Carlsberg Res. Commun. 1979. Vol. 44. P. 127.
- Smith B. S.* The effect of various accessory, growth substances on excised stem tips of *Helianthus annuus* L. in culture // Thes. Ph. D. Univ. Mich. 1940. P. 92.
- Smith O. E., Palmer C. E.* Cytokinin induced tuber formation on stolons of *Solanum tuberosum* // Physiol. plant. 1970. Vol. 23. P. 599–606.
- Snyder W.* Effect of light and temperature on floral initiation in cocle-bur and Biloxi soybean // Bot. Gaz. 1940. Vol. 102. P. 312–322.
- Sotta B., Miginiac E.* Influence des racines et d'une cytokinine sur le développement floral d'une plante de jours courts, le *Chenopodium polyspermum* L. // C. r. Acad. sci. 1975. Vol. 281. P. 37–40.
- Spoehr H. A.* The culture of albino maize // Plant Physiol. 1942. Vol. 17. P. 397–410.
- Srinivasan C., Mullins M. A.* Flowering in *Vitis*: conversion of tendrils into inflorescences and bunches of grapes // Planta. 1979. Vol. 145. P. 187–192.
- Steinberg R. A.* Flowering responses of a variety of *Nicotiana rustica* to organic compound in aseptic culture // Amer. J. Bot. 1950. Vol. 37. P. 543.
- Steward F. C.* Growth and organized development of cultured cells. III: Interpretation of the growth from free cells to careot plants // Ibid. 1958. Vol. 45. P. 709–713.

- Stodola F. H.* Source book on gibberellin // Agr. Res. Serv. US Dep. Agr. 1958. P. 1828-1957.
- Stodola F. H., Rapper K. B.* The microbiological production of gibberellins A and X // Arch. Biochem. and Biophys. 1955. Vol. 54. P. 240-245.
- Stolwijk J. A. J.* Photoperiodic and formative effects of various wavelength regions in *Cosmos bipinnatus*, *Spinacea oleracea*, *Sinapis alba* and *Pisum sativum* // Proc. Acad. Sci. Amsterdam. C. 1952. Vol. 55. P. 489-502.
- Stoudt H. N.* Gemmipary in *Kalanchoe rotundifolia* and other crassulaceae // Amer. J. Bot. 1938. Vol. 25. P. 106-110.
- Stowe B. B., Yamaki T.* The history and physiological action of the gibberellins // Annu. Rev. Plant Physiol. 1957. Vol. 8. P. 181-216.
- Stowe B. B., Yamaki T.* Gibberellins: stimulants of plant growth // Science. 1959. Vol. 129. P. 807-816.
- Stuart N. W.* Initiation of flower buds in rhododendron after application of growth retardants // Ibid. 1961. Vol. 134. P. 3471.
- Suge H., Murakami J.* Occurrence of a rice mutant deficient in gibberellin-like substances // Plant and Cell Physiol. 1968. Vol. 9. P. 411-414.
- Susuki Y., Kuroguchi S., Murofushi N., Ota Y., Takanashi N.* Seasonal changes of G A₁, G A₁₉ and abscisic acid three rice cultivars // Ibid. 1981. Vol. 226. P. 1085-1087.
- Tailandier J.* Evolution d'activité mitotique et de synthèse d'ADN dans le point végétatif de l'*Anagallis arvensis* au cours de l'énériode inductive et des deux premières dyspériodes qui la suivent // C. r. Acad. sci. 1971. Vol. 272. P. 219-222.
- Takeba G., Takimoto A.* Translocation of the floral stimulus in *Pharbitis nil* // Bot. Mag. 1966. Vol. 79. P. 811-814.
- Takimoto A.* Effect of sucrose on flower initiation of *Pharbitis nil* in aseptic culture // Plant and Cell Physiol. 1960. Vol. 1. P. 241-246.
- Takimoto S., Harada H.* Hormonal regulation of flowering // Hormonal regulation of plant growth and development/Ed. S. S. Puronit. 1985. P. 41-93.
- Tamura S., Takahashi N., Murofushi N.* Isolation and structure of a novel gibberellin in bamboo shoots (*Phyllostachs Edulis*) // Tetrahedron Lett. 1966. P. 2465-2472.
- Tamura S., Takahashi N., Yokota T., Murofushi N., Ogana G.* Isolation of water-soluble gibberellins from immature seeds of *Pharbitis nil* // Planta. 1968. Vol. 78. P. 208-212.
- Tan K. H., Wang W. H., He H. W., Li S. Q.* Effect of metabolic inhibitors on the vernalization process in winter wheat // Acta Bot. Sinica. 1981. Vol. 23. P. 371-376.
- Tanaka O., Cleland C., Hillman W.* Inhibition of flowering in the long-day plant *Lemna gibba* G₃ by Huter's medium and its reversal by Salicylic acid // Plant and Cell Physiol. 1979. Vol. 20. P. 839-846.
- Thomas R.* Flower initiation in *Trifolium repens* L. a short-long-day plant // Nature. 1961. Vol. 190. P. 1130-1131.
- Tizio R.* Présence des kinines dans la péridermis des tubercules de pomme de terre // C. r. Acad. sci. 1966. Vol. 262. P. 868-869.
- Tolbert N. E.* (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. I: Chemical structure and bioassay // J. Biol. Chem. 1960a. Vol. 235. P. 475-479.
- Tolbert N. E.* (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. II: Effect on growth of wheat // Plant Physiol. 1960b. Vol. 35. P. 380-385.
- Tolbert N. E.* Structural relationships among chemicals which act like antigibberellins // Adv. Chem. 1961. Vol. 28. P. 145-151.
- Tran Thanh Van M.* Direct flower neof ormation from superficial tissue of small explants of *N. tabacum* L. // Planta. 1973. Vol. 115. P. 87-92.
- Tran Thanh Van M., Trink H.* Morphogenesis in thin cell layers: concept, methodology and results // Proc. 4th Intern. Congr. Plant Tissue and Cell Cult./Ed. T. A. Thorpe. Calgary (Canada), 1978. P. 37-48.
- Vallee J. C., Perdrizet E., Vansuyt G.* Gradient de l'induction florale et équilibre en acides aminés libres dans la tige *N. Xanthi* n. c. influence des

- températures supraoptimales // C. r. Acad. sci. D. 1969. Vol. 269. P. 1190–1193.
- Vanderhoef L. N.* Auxin-regulated cell enlargement: is there action at the level of expression? // Genome organization and expression in plants/Ed. C. Leaver. N. Y.: Plenum press, 1980. P. 159–173.
- Van Staden J.* An evaluation of techniques used for extracting endogenous cytokinins from plants material // J. Soc. and Agr. Bot. 1973. Vol. 39. P. 261–267.
- Vendrig J. C.* Promotion of flowering in *Lemna gibba* G₃ in the presence of yeast extract components and cytokinins // Abstr. 10th Intern. Conf. Plant Growth Subst. Madison (Wis.), 1979. P. 22–26.
- Vince-Prue D.* Photoperiodism in plants. Maidenhead; Bershire (England): McGraw-Hill, 1975. 444 p.
- Vince-Prue D.* Effect of photoperiod and phytochrome in flowering; time measurement (final report) // La physiologie de la floraison. P.: Ed. CNRS. 1979. P. 92–125.
- Vöchting H.* Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. II: Die Polarität der Gewächse. Tübingen, 1918.
- Wadhi M., Mohan Ram H. Y.* Shortening the juvenile phase for flowering in *Kalanchoe pinnata* pers // Planta. 1967. Vol. 73. P. 28–36.
- Wagner E.* Molecular basis of physiological rhythms // Integration of activity in the higher plant/Ed. D. H. Jennings. Cambridge: Univ. press, 1977. P. 33–72.
- Wagner E., Cumming B. G.* Betacyanum accumulation, chlorophyll content and flower initiation in *Chenopodium rubrum* as related to endogenous rhythmicity and phytochrome action // Canad. J. Bot. 1970. Vol. 48. P. 1–18.
- Waldman M., Kikin A., Dorsat A., Richmond A.* Hormonal regulation of morphogenesis and cold-resistance // J. Exp. Bot. 1975. Vol. 26. P. 853–859.
- Wardell W. L.* Floral activity in solutions of deoxyribonucleic acid extracted from Tobacco stems // Plant Physiol. 1976. Vol. 57. P. 855–861.
- Wardell W. L., Skoog F.* Flower formation in excised tobacco stem segments // Ibid. 1969. Vol. 44. P. 1407–1411.
- Wardell W. L., Skoog F.* Flower formation in excised tobacco stem segments. III: Deoxyribonucleic acid content in stem tissue of vegetative and flowering tobacco plants // Ibid. 1973. Vol. 52. V. 3. P. 215–220.
- Warden J.* Leaf-embryo dormancy in *Bryophyllum crenatum* under short-day conditions. Blocking of the factors controlling cell division and morphogenesis // Port. acta biol. 1969/1970. Vol. 11. P. 319–338.
- Wareing P. F., El-Antably H. M. M.* The possible role of endogenous inhibitors in the control of flowering // Symp. Cell. and Mol. Aspects Flower Induct. L., 1970. Vol. 12. 287 p.
- Watanabe K., Takimoto A.* Flower-inducing effects of benzoic acid and some related compounds in *Lemna paucicostata* 151 // Plant and Cell Physiol. 1979. Vol. 20. P. 847–850.
- Watson S. D., Matthews R. E. F.* Effect of actinomycin D and 2-thiouracil of floral induction and nucleic acid synthesis in the bud in *Chenopodium amaranticolor* // Austral. J. Biol. Sci. 1966. Vol. 19. P. 967–980.
- Wellensiek S. J.* Les réactions photopériodiques des plantes de journée courte // C. r. Acad. agr. France. 1960a. Vol. 46.
- Wellensiek S. J.* Flower formation in *Campanula medium* // Meded. Landbouwhogeschool Wageningen. 1960b. N 6. S. 7.
- Wellensiek S. J.* A dwarf *Silene armeria* which does not respond to gibberellic acid with stem elongation // Proc. Kon. ned. akad. wetensch. 1972. S. 179–184.
- Wellensiek S. J.* A genetical look on flower formation in *Silene armeria* L. // Etudes de biologie végétale: Hommage au Prof. Pierre Chouard/Ed. R. Jacques. P., 1976. Vol. 19. P. 301–312.
- Went F. W.* Wuchsstoff und Wachstum // Rec. trav. bot. 1928. Bd. 25. S. 1–19.
- Went F. W.* Auxin, the plant growth hormone // Bot. Rev. 1935. Vol. 1. P. 162–182.

- Went F. W. Specific factors other than auxin affecting growth and root formation // *Plant Physiol.* 1938. Vol. 13. P. 55–61.
- Went F. W., Thimann K. V. The phytohormones. N. Y.: MacMillan, 1937. 294 p.
- West C. A., Muraschige T. The isolation of gibberellin A₁ from beans and chemical properties of other gibberellin-like factors from beans and peas // *Plant Physiol. Suppl.* 1958. Vol. 33. P. 38.
- Whyte R. O. Vernalization and photoperiodism // *Chronica botanica*/Ed. A. E. Murneek, R. O. Whyte. Waltham (Mass.), 1948. P. 1.
- Wilson B. F. Effect of girdling on cambial activity in white pine // *Can. J. Bot.* 1968. Vol. 46. P. 141–146.
- Wirville J. W., Mitchell W. Six new plant growth inhibiting compounds // *Bot. Gaz.* 1960. Vol. 111. P. 491–494.
- Withrow A. P., Withrow R. B., Biebel J. P. Inhibiting influence of the leaves on the photoperiodic response of Nobel spinach // *Plant Physiol.* 1943. Vol. 18. P. 294–298.
- Withrow R. B., Benedict H. M. Photoperiodic responses of certain green house annuals as influenced by intensity and wavelength of artificial light used to lengthen the daylight period // *Ibid.* 1936. Vol. 11. P. 225–249.
- Withrow R. B., Biebel J. P. Photoperiodic response of certain long and short day plants to filtered radiation applied as a supplement to daylight // *Ibid.* P. 807–819.
- Withrow R. B., Withrow A. P. Effect of intermittent irradiation on photoperiodic response // *Plant Physiol.* 1944. Vol. 19. P. 6–18.
- Wittwer S. H., Bucovac M. J. Gibberellins: new chemicals for crop production // *Mich. Agr. Exp. Stat. Quart. Bull.* 1957. Vol. 39. P. 469–494.
- Wittwer S. H., Bucovac M. J., Sell H. M., Weller L. E. Some effects of gibberellin in flowering and fruit setting // *Plant Physiol.* 1957. Vol. 32. P. 39–43.
- Wittwer S. H., Tolbert N. E. (2-chloroethyl) – trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. III: Effect of growth and flowering of the tomato // *Amer. J. Bot.* 1960a. Vol. 47. P. 560–565.
- Wittwer S. H., Tolbert N. E. (2-chloroethyl) – trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. V: Growth flowering and fruiting responses as related to one induced by auxin and gibberellin // *Plant Physiol.* 1960b. Vol. 35. P. 871–877.
- Yabuta T., Hayashi T. Biochemical studies on Bakanae fungus. III: On the action of gibberellin, a growth-promoting substance, on the physiology of plants // *J. Agr. Chem. Soc. Jap.* 1939. Vol. 15. P. 403–413.
- Yabuta T., Samiki Y. Communication to the editor (in Japanese) // *Ibid.* 1938. Vol. 14. P. 1526.
- Yamaguchi Y., Kobayashi M., Takahashi N. Isolation and characterization of gibberellins A₅ and A₁₄ from immature seeds of *Pharbitis purpurea* // *Agr. and Biol. Chem.* 1980. Vol. 44. P. 1975–1977.
- Yokota T., Murofushi N., Takahashi N. Extraction, purification and identification // *Hormonal regulation of development. I*/Ed. J. MacMillan. 1980. Vol. 9. P. 113–120.
- Zeevaert J. A. D. Studies on flowering by means of grafting. IV: Flowering of two long-day Sedum species in short day on induced *Kalanchoe* stocks // *Konink. neder. Akad. Wetenschap. Proc. C.* 1957. Vol. 60. P. 630–639.
- Zeevaert J. A. D. Flower formation as studied by grafting // *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen.* 1958. Bd. 58. Blz. 1–88.
- Zeevaert J. A. D. Physiology of flowering // *Science.* 1962a. Vol. 137. P. 721–731.
- Zeevaert J. A. D. The juvenile phase in *Bryophyllum daigremontianum* // *Plant.* 1962b. Vol. 58. S. 543–548.
- Zeevaert J. A. D. DNA multiplication as a requirement for expression of floral stimulus in *Pharbitis nil* // *Plant Physiol.* 1962c. Vol. 37. P. 296–304.
- Zeevaert J. A. D. Climatic control of reproductive development // *Environmental control of plant growth.* N. Y.: Acad. press, 1963. P. 289–310.
- Zeevaert J. A. D. Effect of the growth retardant CCC on floral initiation and growth in *Pharbitis nil* // *Plant Physiol.* 1964. Vol. 39. P. 402–408.

- Zeevaart J. A. D.* Inhibition of stem growth and flower formation in *Pharbitis nil* with N, N-dimethyl aminosuccinamic acid (B-955) // *Planta*. 1966. Vol. 71. P. 68-80.
- Zeevaart J. A. D.* *Bryophyllum* // The induction of flowering Ithaca/Ed. L. T. Evans N. Y., 1969a. P. 435-456.
- Zeevaart J. A. D.* The leaf as the site of gibberellin action in flower formation in *Bryophyllum daigremontianum* // *Planta*. 1969b. Bd. 84. P. 339-347.
- Zeevaart J. A. D.* Gibberellin-like substances in *Bryophyllum daigremontianum* and distribution and persistence of applied gibberellin A₃ // *Ibid.* 1969c. Vol 86. P. 124-133.
- Zeevaart J. A. D.* Perception, nature and complexity of transmitted signals // *Collog. Intern. CNRS*. 1978. N 285. P. 60-90.
- Zeevaart J. A. D., Lang A.* The relationship between gibberellin and floral stimulus in *Bryophyllum daigremontianum* // *Planta* 1962. Vol. 58. P. 531-542.
- Zeevaart J. A. D., Lang A.* Suppression of flower induction in *Bryophyllum daigremontianum* by a growth retardant // *Ibid.* 1963. Vol. 59. P. 509-517.
- Zimmerman P. W., Hitchcock A. E.* Tuberization of artichokes regulated by capping stem tips with black cloth // *Contribs B. Thompson Inst. Plant Res.* 1936. Vol. 8. P. 311-315.

ТЕРМИНОЛОГИЯ РОСТА И ЦВЕТЕНИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Онтогенез, или индивидуальное развитие — весь комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растения от его возникновения из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативной почки и до естественной смерти. Онтогенез является последовательной реализацией наследственной программы развития организма в конкретных условиях внешней среды.

Филогенез растений — процесс эволюционного развития растительных организмов, принадлежащих к определённому таксону. Филогенез складывается из исторической последовательности родственных онтогенезов, прошедших контроль естественного отбора.

Генотип — комплекс всех генов организма, содержащий его полную наследственную информацию. В состав генотипа входит совокупность генов, полученных растением от его родителей, а в случае мутаций — также и новые мутантные гены, которых не было у родителей.

Фенотип — весь комплекс внешних и внутренних признаков и свойств организма, проявляющийся в течение его онтогенеза. Фенотип является результатом реализации генотипа в определенных условиях внешней среды.

Наследственность — обусловленное генотипом свойство растений сохранять и передавать потомству свои признаки и особенности своего развития. Наследственность обеспечивает материальную преемственность между поколениями организмов.

Изменчивость — свойство растений уклоняться в своих признаках и особенностях индивидуального развития от родительских форм. Различают изменчивость генотипическую, вызванную изменениями генных и хромосомных структур — мутациями или же возникающую в результате новой комбинации родительских генов в дочернем организме, и фенотипическую — модификационную изменчивость проявления генов при реализации наследственной информации в разных внешних условиях.

Отбор — процесс выживания растений, генотипы которых обеспечивают им наибольшую приспособленность к условиям среды в течение индивидуальной жизни и которые вследствие этого оставляют наибольшее число потомков. Различают отбор естественный — отбор растений, наиболее приспособленных к конкретным условиям жизни, постоянно происходящий в природе без вмешательства человека, и искусственный — отбор растений с хозяйственно ценными признаками, производимый человеком при создании сортов культурных растений.

Развитие — качественные изменения структуры и функции растения и его отдельных частей — органов, тканей и клеток, возникающие в процессе онтогенеза.

Многовариантность развития — осуществление развития разными путями, в зависимости от внутреннего состояния организма и внешних условий существования.

Регуляция развития — направленное изменение скорости или характера процессов развития, вызываемое внутренними или внешними причинами.

Детерминация развития — приобретение клеткой, тканью, органом или ор-

ганизмом состояния готовности к развитию по определенному пути, сопровождающееся одновременным ограничением возможностей развития в других направлениях.

Реализация развития — процесс последовательного осуществления детерминированного ранее направления развития. В период реализации происходит постепенное построение определенных морфоструктур, характерных для нового направления развития.

Индукция развития — влияние внешних факторов или одной части растения на другую, приводящее к детерминации развития организма, органа или ткани. Индуцированное развитие характеризуется первоначальной зависимостью и последующей независимостью от вызвавшего его воздействия (индуктора).

Компетенция — способность клетки, ткани, органа, организма воспринимать индуцирующее воздействие и специфически реагировать на него изменением развития.

Автономное развитие — развитие растительного организма, происходящее под влиянием внутренних факторов, возникающих в ходе онтогенеза в самом развивающемся растении, и не требующее специальных внешних индуцирующих влияний.

Индукцированное развитие — развитие растительного организма, происходящее на основе внутренних изменений самого развивающегося растения и нуждающееся в индуцирующем влиянии определенных условий внешней среды.

Этапность онтогенеза — морфологическая и функциональная расчлененность онтогенеза, проявляющаяся в изменении характера роста, дифференциации и функциональной активности организма по отдельным этапам онтогенеза. Расчлененность онтогенеза обозначают так же, как дискретность, фазность, стадийность.

Этапы онтогенеза — последовательные периоды онтогенеза с характерными морфофизиологическими особенностями: эмбриональный, ювенильный (или молодости), зрелости, размножения, старости.

Возрастные изменения — обусловленные возрастом структурные и физиологические изменения организма и его отдельных частей, возникающие на основе характерного для данного растительного вида индивидуального развития. Возрастные изменения протекают на протяжении всей жизни растения.

Старение — ослабление жизнедеятельности, усиливающееся с возрастом и приводящее в конечном итоге к естественному отмиранию. Старение выражается в прогрессирующем нарушении биосинтеза белков, ослаблении регулирующих систем организма, накоплении малоактивных структур и затухании физиологических функций.

Омоложение — усиление жизнедеятельности, связанное с интенсификацией синтеза белков и нуклеиновых кислот, активацией роста и клеточных делений, возникновением и накоплением эмбриональных тканей и общим усилением физиологических функций.

Продолжительность жизни растения — генетически обусловленная общая продолжительность онтогенеза, свойственная данному виду растений и зависящая также от условий существования организма. По продолжительности жизни виды растений делятся на одно-, двух- и многолетние.

Вегетативное развитие — совокупность процессов заложения, роста и развития вегетативных органов — корней, листьев, стеблей и побегов, обусловленная прохождением растением его онтогенеза. Период онтогенеза, когда происходит вегетативное развитие и отсутствуют образование и рост органов полового или вегетативного размножения, охватывает этапы эмбриональный и молодости.

Репродуктивное развитие — совокупность процессов заложения, роста и развития репродуктивных органов — цветков, семян и плодов — в случае полового размножения (генеративное развитие) и специализированных орга-

нов — клубней, луковиц и других — в случае вегетативного размножения. Период онтогенеза, когда наряду с образованием и ростом вегетативных органов идет образование и рост органов полового или вегетативного размножения, охватывает этапы зрелости и размножения.

Моно- и поликарпичность — типы индивидуального развития растений, различающихся по характеру плодоношения. Монокарпические одно-, двух- и многолетние растения плодоносят один раз в жизни, после чего отмирают; поликарпические растения, являющиеся многолетними, способны к многократному плодоношению.

Скороспелость — наследственная способность растения к быстрому переходу в репродуктивное состояние. Скороспелые виды и сорта растений отличаются от позднеспелых более ранним заложением цветков и образованием первых цветочных зачатков на более низком узле стебля.

Размножение растений — воспроизведение новых растений родительскими организмами, при котором обеспечивается непрерывность существования вида в поколениях.

Спорогенез — процесс образования спор: микроспор (микроспорогенез) и макроспор (макроспорогенез).

Гаметогенез — процесс формирования половых клеток (гамет).

Опыление — процесс переноса пыльцы из пыльников на рыльце пестика, состоящий из 3 этапов: выделения пыльцы из мужских элементов цветка, переноса ее к рыльцу и попадания на воспринимающую поверхность рыльца.

Оплодотворение — слияние яйцеклетки и спермия с образованием диплоидной зиготы.

Двойное оплодотворение — тип оплодотворения, свойственный покрытосеменным растениям, при котором один из спермиев сливается с яйцеклеткой с образованием диплоидной зиготы, дающей начало зародышу семени, а второй спермий сливается с диплоидным ядром зародышевого мешка с образованием клетки, дающей начало эндосперму семени.

Апомиксис — образование зародыша без оплодотворения из неоплодотворенной яйцеклетки (партеногенез), из клеток заростка или зародышевого мешка (апогамия) или из других клеток.

Гибридизация растений — выведение новых форм растений путем рекомбинации признаков и свойств родительских организмов при половом размножении. Растение, полученное в результате скрещивания генетически различающихся форм, называют гибридным.

Гетерозис у растений — явление превосходства гибридного растения над лучшим из родителей по мощности и степени развития тех или иных признаков и свойств. Гетерозисная мощность растений проявляется в наибольшей степени в первом поколении гибридов.

Пол — совокупность свойств, определяющих направленность бисексуальной потенции к развитию половых клеток, органов, цветков, растений в сторону формирования мужского или женского типа. Пол находит выражение в формировании растений, цветков или их элементов, обеспечивающих воспроизведение потомства и передачу ему наследственной информации путем полового размножения.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абсцизины 245, 287, 307, 314, 324, 413–419, 463
Абсцизовая кислота (АБК) 186, 245–253, 297, 306, 314, 352–365, 385–402, 414–420, 438, 449, 464, 477
Автономный механизм (регуляции цветения) 3, 252–254, 266, 272–280, 305, 488
Аденилаткиназа 457
Аденин 310–312, 334
Аденозин 310, 312, 334
Аденозиндифосфат (АДФ) 457
Аденозинтрифосфат (АТФ) 452, 457
8-Азагуанин 330
Азид натрия 132
Азот газообразный 127, 132, 219
– минеральный 11, 100–103, 111, 159, 172
Азотфлоральная реакция 103–105, 114
Актиномицин Д 330, 368, 369
Алар (В-995) 320, 480
Алкалоиды 178, 431, 432
Альтернативные пути развития 181
Амилаза 214, 215
Аминокислоты 108, 124, 215, 442, 452
6-Аминопурип 432
АМО-1618 197, 320, 324, 414
Анабазин 431, 432
Анаэробиз 127, 128, 132, 184
Антагонисты ауксинов 189, 190, 201
– гиббереллинов 321
Аптезины 150–162, 202–209, 224–226, 272–280, 303–307, 347–349, 438, 454, 488, 492
Апикальное доминирование 461, 462, 466
Аскорбиновая кислота (витамин С) 243, 318, 445, 453, 467
Ассимиляты, накопление 34, 106, 414
– неспецифические 124
– отток 72, 84–89, 97–113, 123
– распределение по органам 86–89, 106, 107
– специфические 53, 124, 160
Аттрагирующая способность 107, 200, 234, 309, 442, 453, 454, 461, 474
Ауксины 156–204, 243–265, 296–313, 324, 352, 364, 381, 413–419, 432–450, 463–468
Ацетилхолин 319
Белки антигены 249, 253, 336, 337
– репродуктивные 335–337
– содержание 108, 110, 334
Бензиладенин 310
6-Бензиламинопурип (6-БАП) 199, 200, 232, 310, 355–369
Бензимидазол 329
Бензойная кислота 315, 316
Бетацанины 353
Биотин (витамин Н) 318
5-Бромурацил 330
Возрастная регуляция цветения 227, 253, 266–268, 273, 377, 488, 489
Возрастные изменения 17, 167–169, 172, 227, 241, 252, 266, 275, 412
Высокорослые сорта гороха 380–391
– – пшеницы 393–399
Генезис фотопериодических групп 115, 158
Генетический контроль озимости 378, 379
– – определения пола 351, 367
– – синтеза гиббереллина А₁ 379

— — скороспелости 377, 378
 — — цветения 276, 278, 375–377
 — — фотопериодизма 376, 377
 Гетероауксин 196, 363, 441, 445, 463, 465
 Гиббереллины 141–162, 184–209, 220–226, 245–249, 272–296, 303–307, 321–324, 338–369, 382–393, 413–421, 432–454, 463–474, 488–494
 — A₁ 141, 142
 — A₃, 141, 142, 283, 385
 Гибридологический анализ 377, 458
 Гидразид малеиновой кислоты (ГМК) 308, 414, 482
 Гидрел 477
 Гидролаза крахмала 415
 Глифосин 482
 Глюкоза 106, 132, 256, 261–266, 274
 Глюкозиды 296
 Глюкозо-6-фосфатаза 334
 Гормональный комплекс цветения (флориген) 7, 44, 67–69, 98, 114, 137, 140–147, 161, 181–189, 201, 252, 272–275, 291, 303, 448, 485
 — — — бикомпонентность 3, 150–163, 202, 250, 275, 280, 291–293, 301, 338, 448, 346–350
 — — — комплементарность 155, 209, 275–280, 291, 305, 338, 488–490
 — — — транспорт 41–52, 58, 60, 65, 69, 81, 152, 153
 Гуанозин 310
 Двухфазность цветения 157–163, 208, 270, 279, 307, 347, 452, 494
 Дезоксирибоза 452
 Детерминация вегетативного морфогенеза 259, 273, 325
 — приспособительных реакций онтогенеза 401
 — репродуктивного морфогенеза 259, 260, 273, 325
 — сексуализации 361
 — цветения 234
 2,6-Диаминопурин 329
 Дигидрел 477
 2,4-Динитрофенол 132
 Дитерпены 432

Диурон 124
 2,4-Дихлорфеноксиуксусная кислота 309, 413, 466, 467
 Донорно-акцепторные отношения (связи) 107, 123, 234, 423, 438, 457
 Дормины 314
 Дыхание аэробное 132, 135, 156
 — световое (фотодыхание) 128, 129, 135, 139, 155, 156, 160
 — темновое 132, 135, 138, 155, 156, 160
 — цианлабильное 156
 — цианрезистентное 156
 Жирные кислоты 216
 Зеатин 313, 432
 Зеатинрибозид 313, 416
 Изолированные листья 67–69, 195, 438, 454
 Изопреноидные соединения 295
 Изохлорогеновая кислота 215
 Инвертаза 215
 Ингибирование (ингибция) цветения 70–74, 90, 96, 97, 301, 450, 487, 493
 Ингибиторы роста 94, 156–160, 308, 382, 392, 393
 — — природные 381
 — цветения 74, 90, 94, 186, 187, 234, 377, 378, 438, 449
 Индол 432
 β-Индолилмасляная кислота (ИМК) 413, 441, 442, 443, 466, 475
 β-Индолилуксусная кислота (ИУК) 68, 199, 236, 264, 355, 361–364, 413–432, 465–467
 Индукция (цветения) 96, 192, 202, 252–284, 300–303, 453, 486–489
 Индуцированный механизм (регуляции цветения) 253, 272–280, 305, 488
 Инициация (цветения) 181, 183, 209, 273, 280, 314
 Казеин 259
 Каротиноиды 123, 124, 317

Каталаза 214, 215
 Каурен 226
 Кверцетингликозилкумарат (КГК) 381–383, 402
 Кинетин 199, 259–265, 310–312, 334, 421–428
 Кислород 127–130, 138, 139, 214
 Клубнеобразование 403–429
 Кольцевание ветвей 11, 176
 — одностороннее 51
 — стебля 48, 84, 87, 153, 173, 241–247, 416, 465
 Компетенция 266
 Коррелятивные взаимодействия 236, 241, 253, 418, 430, 441, 456, 460–462
 Крахмал 110, 113, 134, 138, 415, 428
 Ксантофилл 317
 Культура *in vitro* зародышей семян 353, 366, 367
 — — клеток 435
 — — корневых эксплантов 106
 — — корней 106
 — — листовых эксплантов и каллусов 106, 269–273
 — — протопластов 435
 — — стеблевых меристем 255
 — — стеблевых почек 178, 310–312, 415
 — — стеблевых эксплантов и каллусов 106, 120, 238–240, 255–274, 412, 421–428
 — — столонов 406, 412–415
 — — тканей стебля (кора, ксилема, паренхима) 258, 259
 Кумарин 464, 478
n-Кумаровая кислота 315, 381, 382, 478

 Лектины 312
 Липиды 296

 Малат 124
 Мальтоза 132
 Манноза 132, 407
 Мезопнозит 256
 Метанол 296, 302
 Митоз 310, 334, 341, 342, 346
 Митомидин 368, 369

Митотическая активность (индекс) 334, 338, 342–349, 473
 Модель проявления пола интегральная 352–354
 — цветения апикальная 437
 — — каллусная 105, 267, 273, 438, 440
 — — корневая 438
 — — листовая 437, 438
 — — почковая 438
 Морфактины 464, 481
 Мутанты гигантские табака 375, 376
 — дефектные по синтезу гиббереллина A_1 379
 — изогенные гороха 377, 378
 — карликовые гороха 281, 284, 288, 353, 379–391
 — — кукурузы 281, 379, 380
 — — пшеницы 391–401
 — — риса 379
 — — смолевки 380, 460
 — моногенные гороха 377, 380
 — скороспелые и позднеспелые гороха 377

 α -Нафтилуксусная кислота 199, 259, 308, 309, 413, 441, 466, 467, 475
 Никотиновая кислота (витамин PP) 215, 316–319

 Оксалат 124
 Олигосахариды 407, 450, 451
 Омоложение 17, 167, 168, 276
 Онтогенез и его этапы 163–172, 248, 268, 275, 375, 382, 411, 428
 Определение пола у растений 351
 Органические кислоты 108, 442
 — — метаболизм (САМ) 453

 Наклобутразол 483
 Пенициллин 468
 Пероксидаза 157, 215, 247, 249, 253
 Плодоношение, бессемянные плоды 142, 470
 — периодичность 154, 164
 — созревание плодов 309, 313, 428
 Полиаммины 452
 Полифенолоксидаза 157, 247, 249, 253
 Полифенолы 245

- Полярность органообразования 243, 244, 441–445
- передвижения гормонов цветения 54, 69
 - преодоление 243, 244, 253
 - растений 244, 362, 441
 - роста 244
- Прививки (трансплантация) алкалоидных и безалкалоидных растений 431
- вегетирующих и цветущих компонентов 7, 35, 65, 161, 179, 189, 250
 - внутривидовые 35, 65, 201, 202, 235, 236
 - двух вегетирующих компонентов 35
 - клубеносных и неклубеносных растений 406–413, 420
 - листьев 67–69, 203, 454
 - межвидовые и межродовые 37, 92, 94, 140, 147, 152, 178, 179, 220, 225, 250
 - межсортные 377
 - стеблевых почек (верхушек) 194, 217, 237, 241
 - частей корнеплодов 217
 - яровых и озимых форм 219, 220, 225
- Пролин 124, 247
- Простогландин 319
- Протеаза 214
- Проявление пола у растений 351–361, 367
- Пурамицин Д 368, 369
- Ретарданты 320–323, 463, 464, 478–483
- Рибонуклеаза 249, 253, 332
- Рибонуклеиновая кислота (РНК) 216, 253, 328–333
- Салициловая кислота 315, 316
- Сахароза 91, 112, 124, 132, 214, 406
- Свет, интенсивность 119–125, 262–266, 382–390, 421, 457
- спектральный состав 9, 109, 119–127, 423–429
- Световое прерывание периода темпоты 117–119, 189, 287–291
- Серин 124
- Скополетин 245–249
- Старение 17, 167–172, 276, 313
- Стебление (стрелкование) 141–152, 175, 221, 225, 270, 282, 291, 293, 303–307
- Стеблевой апекс, зоны 329–349
- – изменения структурные 3, 297, 329, 350, 352
 - – ультраструктурные 331–335
 - – физиологические 3, 331–340, 350
- Стероиды 316, 317
- Стероли 316
- Стратификация 281, 283
- Темнота (непрерывная) 76–81, 106, 111–113, 181–187, 204–209, 287, 290, 387
- Температура высокая 161, 173, 184
- низкая 13, 105, 122, 143, 161, 173, 188, 211–219
 - сменная 10, 13, 172, 212, 219, 275, 296, 375
- Термондукция 13, 14, 105, 212, 213, 220
- Тестостерон 317
- Терпеноиды 385
- Тиамин (витамин В₁) 256, 318, 319, 467
- Тиомочевина 215
- 2-Тиоурацил 329, 330
- α -Токоферол (витамин Е) 319
- Токоферолы 215
- Трийодбензойная кислота (ТИБК) 198, 308, 482
- Трофические факторы цветения 11, 98, 107, 113, 154, 155, 274, 451–454, 492–494
- Углеводы, метаболизм 452
- содержание 10, 49, 98, 105–114, 125, 213–215, 262, 407
 - соотношение с азотсодержащими соединениями (C/N) 7–11, 33, 100, 214, 451
- Углекислота (CO₂) 85, 119–127, 135, 407, 438
- Урацил 310
- Уридин 332

Феноламины 452
 Фенолы 246, 249, 252, 287, 315–320, 385, 442, 452–456, 464, 478
 Физиологический градиент цветения 227, 230–244, 246–258, 268, 276, 308, 486, 489
 Фитотехника 463, 465
 Фитохром 17, 119, 453, 456
 Флоральный морфогенез 105, 107, 238, 262, 272, 273, 296, 329
 Флюоренол 481
 Фосфолипиды 216
 Фосфор 167, 172
 Фруктоза 132
 Фосфорилирование окислительное 132, 156
 – фотосинтетическое 124
 Фотосинтез 84, 90, 98, 123–138, 153–167, 406, 451–457
 5-Фторурацил 329
 Фуруфурол 319
 Хлордиметилморфолиний (ХДМ) 482
 Хлорогеновая кислота 215, 245–249, 315, 478
 Хлороформ 61, 62, 296, 302, 317
 Хлорфлюоренол 481
 Хлорхлорид (ССС) 189, 196–198, 320, 321, 364, 365, 414–417, 480–483
 Хроматин дисперсный (эухроматин) 334, 332
 – конденсированный (гетерохроматин) 334, 332

Целостность растительного организма 21, 260–267, 411, 430–433, 445, 446, 460, 462
 Цианид 132
 Циклогексимид 330
 Цитокинины 199, 245–247, 253, 264, 296, 310, 313, 324, 360–369, 418, 432, 449, 461, 474–476
 Цитрат 124
 Черенки, органогенез 243, 415, 441–443, 467
 – поляризация 227, 228, 243, 441–445, 467
 – укоренение 237, 243, 443, 466
 Эвокация цветения 107, 325–337, 345, 350, 450, 460, 487, 491
 Электрофизиологические явления 18, 434, 454–457
 Эндогенная ритмичность 15, 453, 456
 Эстрадиол 316, 317
 Эстроген(ы) 295
 Эстрон 317
 Этилен 215, 306–315, 324, 413, 432, 448, 464, 476–478
 – продуценты 313, 463, 477, 482
 Этрел (этефон) 313, 352, 364, 476, 482
 Эфир 61, 62
 Яровизация растений 116, 165–170, 211–226, 281, 283
 – семян 166, 214–217, 224

РУССКО-ЛАТИНСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

- Абрикос *Prunus armeniaca* L. 144, 443
 Агава *Agave* L. 164, 171
 Адонис *Adonis flammula* L. 143
 Айва *Cydonia oblonga* Mill. 443
 Алоэ *Aloe bulbifera* L. 188
 Ананас *Ananas* Adans 308, 309, 313, 448
 Арабидопсис *Arabidopsis thaliana* L. 134, 143, 211, 221, 310, 437
 Астра *Aster sinensis* L. 316
 Баклажан *Solanum melongena* L. 406
 Бамбук *Bambusa* Schreb. 164, 171
 Бархатцы *Tagetes* L. 103, 104
 Бегония *Begonia evansiana* L. 414, 415
 Белладонна *Atropa bella-donna* L. 406
 Белена белая *Hyoscyamus albus* L. 112, 133, 143
 — черная *niger* L. 94, 95, 133, 142, 143, 152, 217–221, 292, 305, 323
 Бобы черные *Vicia faba* L. 182, 282, 288, 318, 321, 322
 Бородавник *Lampsana communis* L. 10, 143
 Бривия однодомная *Brionia alba* L. 351
 — двудомная *dioica* L. 351
 Бриофиллум *Bryophyllum* 194, 199, 201–209
 — *calcinum* 194, 198, 199
 — *crenatum* 143, 188, 189
 — *daigremontianum* 143, 188–206, 305, 320, 326
 — *fedtschenkovi* 199
 — *proliferum* 194
 — *tubiflorum* 188, 193, 199, 204, 206
 Брюква *Brassica napus* L. 143, 482
 Будра *Glechoma* L. 10
 Вишня *Cerasus* Juss. 283, 441, 444, 481
 Виноградная лоза *Vitis vinifera* L. 4, 66, 312, 318, 442, 470, 480
 Вольфия *Wolffia microscopica* Hor-
 kel. 315
 Гвоздика *Dianthus* L. 475, 481
 Гевея *Hevea brasiliensis* Müll. 475
 Герань *Geranium* L. 103, 104
 Георгина *Dahlia pinnata* L. 404, 415
 Гербера *Gerbera* L. 475
 Глацинт *Hyacinthus* L. 475
 Горох *Pisum sativum* L. 5, 16, 74, 142, 174, 287, 318, 376–402
 Горошек душистый *Lathyrus odoratus* L. 376
 Горчица белая *Sinapis alba* L. 30–33, 70–72, 82, 100–108, 114, 120, 151, 310–347
 Гравилат городской *Geum urbanum* L. 461
 Гречиха *Fagopyrum aesculentum* Hill. 102–104, 182, 282, 322
 Груша *Pirus* L. 449, 467, 481
 Дубровка *Veronica chamaedrys* L. 10
 Дурман *Datura aegyptiaca* L. 406, 412
 Дурнишник *Xanthium pennsylvanicum* L. 67, 74, 105, 130, 295, 313, 448, 492
 Диоскорея *Dioscorea* L. 415
 Ежа сборная *Dactylis glomerata* L. 188
 Земляника *Fragaria* L. 319, 473, 475
 Золотая розга *Solidago virga aurea* L. 84, 143, 221, 223

Золототысячник *Centaureum minus* Hill. 143
 Иберис горький *Iberis* L. 103, 104
 Ипомея *Pharbitis nill* L. 104, 314, 319, 330–334, 381, 450, 455, 492
 Ирис Веджвудский *Wedgwood Iris* L. 105
 Каланхое *Kalanchoe blossfeldiana* 73, 104, 124, 143, 188, 308, 453
 Капуста абиссинская *Brassica carinata* Al. Braun 123, 135, 174, 196, 209, 492
 — кочанная *oleracea* L. 143, 164, 221, 476
 — полевая *compestris* L. 437, 469
 — цветная *oleracea* L. 105
 Картофель *Solanum tuberosum* L. 16, 381, 406, 412–415, 420–427, 478
 — асауле Juz. 415, 418
 — андигенум Juz. et Buk. 404, 408–414, 418
 — chacoence Bitt. 415, 417, 418
 — demissum Loy 404, 406, 412, 413, 418
 — polyadenium Greenm 408, 412, 418
 — sparsipilum Bitt. 408, 412, 418
 Кедр *Pinus sibirica* Mayr. 169
 Кипарис *Cupressus* L. 169, 474
 Кислица *Oxalis tuberosa* L. 172, 404, 405
 Кларкия *Clarkia* L. 103, 104
 Клевер белый *Trifolium repens* L. 103, 104, 188
 Кок-сагыз *Taraxacum koksaghyz* Rodin 178
 Кольеус *Coleus Fredericii* 194
 Колокольчик *Campanula media* L. 134
 Конопля *Cannabis sativa* L. 30–32, 102, 143, 171, 351, 367, 372, 471
 Кореопсис *Coreopsis grandiflora* Nutt. 188
 Космос *Cosmos sulphureus* L. 23, 70, 105
 Костер безостый *Bromus inermis* Leyss. 188
 Куколь *Agrostemma githago* L. 465, 474, 498

Кукуруза *Zea mays* L. 114, 142, 164, 182, 319, 352, 361–363
 Лен *Linum* L. 103, 104, 143
 Лимон *Citrus limon* Burm. 18, 176, 243, 309, 444, 445, 480, 481
 Лобелия *Lobelia* L. 10
 Лук репчатый *Allium cepa* L. 166, 172, 482
 Львиный зев *Antirrhinum majus* L. 102
 Люпин синий *Lupinus perennis* L. 102, 104, 171, 215, 282
 Людерна *Megicago* L. 103, 104
 Манго *Mangifera indica* L. 169, 312
 Марь амарантоцветная *Chenopodium amaranticolor* L. 67
 — белая *album* L. 330
 — красная *rubrum* L. 178, 332, 450–461
 — многосемянная *polispermum* L. 176, 295–308
 Махорка *Nicotiana rustica* Opiz. 227–230, 241–246, 276, 489
 Миндаль *Amygdalus* L. 316
 Многокоренник *Spirodela polyrrhiza* L. 315
 Молодило *Sempervivum* L. 10
 Морар (Чумиза) *Setaria italica* L. 103, 104, 131
 Морковь *Daucus* L. 143, 217, 220–222
 Нарцисс *Narcissus* L. 475
 Настурция *Tropaeolum majus* L. 9
 Норичник *Scrophularia arguta* L. 176
 Овес посевной *Avena sativa* L. 15, 16, 98–104, 114, 123, 131, 144–145, 219, 282, 465, 492, 498.
 Огурец *Cucumis sativus* L. 352, 361–367, 473.
 Огурец дикий *Tehinocystis microcarpa* L. 292
 Очный цвет *Anagallis arvensis* L. 104
 Паслен черный *Solanum nigrum* L. 406
 Пеларгония *Pelargonium* L'Herit 475

- Перец *Piper nigrum Capsicum* L. 103, 104
- Персик *Prunus Persica* Mill. 282, 283, 443, 481
- Перилла красная *Perilla nankinensis* Spr. 7, 16, 23, 32–40, 49–94, 100–112, 129–151, 172–176, 196, 209, 277, 295, 327–349, 438–440, 490–492
- маслячная *ocymoides* L. 73, 308, 309
- Петрушка *Petroselinum Hortense* Hill 73, 308, 309
- Петуния *Petunia hybrida* Juss. 143, 220, 455
- Платан *Platanus* L. 79, 330
- Плевел *Lolium* L. 379
- Просо *Panicum miliaceum* L. 16, 32, 98–104, 114, 123, 127, 146, 282, 317, 492, 498
- Подсолнечник *Helianthus annuus* L. 7, 33, 37–39, 103, 114, 250, 295, 318, 406, 420, 489
- Пшеница *Triticum vulgare* L. 6, 32, 103, 114, 211, 215, 263, 319, 391–400, 465, 478–480, 492, 498
- Рапс *Brassica napus* L. 143, 144, 220–223, 282, 283, 482
- Редис *Raphanus sativus* Pers. 70, 103, 143, 151, 318, 424
- Редька *Raphanus* L. 482
- Репка *Brassica rapa* L. 143, 482
- Рис *Oryza sativa* L. 141, 376, 379
- Рододендрон *Rhododendron* L. 320
- Рожь *Secale cereale* L. 174, 214, 216, 221–224, 480–482
- Рудбекия двуцветная *Rudbeckia bicolor* L. 70–72, 91, 92, 106, 117, 123, 133, 143–151, 159, 173–176, 183–186, 196, 223, 277, 281, 282, 290–293, 303–308, 317–319, 323–349, 439, 440, 490–492
- Ряска *Lemna gibba* G₃L. 315
- раувискозата 314, 315, 316
- Салат *Lactuca sativa* L. 102–104, 143, 221, 284, 287, 388
- Сальвия *Salvia splendens* L. 104
- Самолюс *Samolus parviflorus* L. 143, 321
- Свекла *Beta vulgaris* L. 14, 73, 143, 164, 178, 218, 220, 227, 320, 482
- Свинчатка *Plumbago indica* L. 106, 255, 313, 314, 452
- Секвойя вечнозеленая *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. 473
- гигантская *Sequoia gigantea* (Lindl.) Deene 473
- Сельдерей *Apium* L. 214, 217
- Сивец луговой *Scabiosa succisa* L. 188
- Скерда кровельная *Crepis tectorum* L. 143
- Слива *Prunus* L. 481
- Смолевка армериевидная *Silene armeria* L. 123, 284, 316, 380
- Смородина черная *Ribes nigrum* L. 314, 461, 473, 474, 475, 481
- Соя *Glycine soja* L. 22, 27, 32, 108–144, 171, 250, 282, 308, 317–322, 402
- Стрептокарпус *Streptocarpus* 106, 143, 146
- Сорго *Sorghum Adans* 376
- Табак глукка *Nicotiana glauca* Graham 431, 435
- Лангдсдорфа *Nicotiana langsdorfii* Weinmann 435
- Ксанти *Nicotiana Xanthi* 247, 450
- настоящий *Nicotiana tabacum* L. 93–110, 227–274, 284–287, 290–314, 330, 339, 375–378, 408–411, 420–489
- Сильвестрис *Nicotiana Silvestris* Spegazz et Comes 93–110, 143, 144, 179–181, 231, 250–254, 267–274, 284–287, 290–294, 301–304, 314, 408–410, 420, 489
- Тай-кагыз *Scorconera tausaghiz* Let Borse 178
- Теосинте однолетний *Euchlaena mexicana* L. 22
- многолетний *perennis* L. 22
- Тисс *Taxus* L. 169
- Томат *Lycopersicum esculentum* L. 11, 171, 236, 320, 381, 406, 431, 436, 476 477, 489

- Топинамбур *Helianthus tuberosus* L. 7, 37, 38, 39, 250, 404, 406, 414, 420, 478
 Тростник сахарный *Saccharum officinarum* L. 420
 Тыква *Cucurbita* L. 182
 Укроп *Anethum* L. 130, 131, 143
 Улюко *Ullucus tuberosus* L. 172, 404, 415
 Фасоль *Phaseolus* L. 16, 103, 104, 182
 — декоративная *Phaseolus multiflorus* 143, 144, 292, 317, 318
 Фрезия *Fresia* L. 475
 Хлопчатник *Gossypium* L. 103, 104, 114, 171, 227, 314, 318, 376, 477, 482, 489
 Хна *Lawsonia inermis* L. 303
 Хризантема *Chrysanthemum indicum* L. 16, 23, 27, 29, 32, 36, 41, 49, 52, 70, 104, 114, 134, 295, 448, 481
 — крупноцветная *morifolia* L. 23—28, 40, 49, 70, 111, 122, 310
 Цеструм *Cestrum nocturnum* L. 188, 189
 Цикорий *Cichorium intybus* L. 106, 215, 255, 313—315
 Чайный куст *Thea* L. 473
 Черешня *Cerasus avium* L. 443
 Чеснок *Allium sativum* L. 482
 Шалфей *Salvia occidentalis* L. 73
 — настоящий *Salvia splendens* L. 73, 103, 316
 — посевной *Crocus sativus* L. 333, 334, 368, 472, 473
 Шпинат *Spinacia oleracea* G. 70—76, 103—104, 114, 126, 130, 143, 284, 351—367, 491, 492
 Щирица хвостатая *Amaranthus caudatus* L. 353
 Яблоня *Malus Mill.* 443, 467
 Яснотка *Lamium amplexicaule* L. 284

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
ВВЕДЕНИЕ	5
Глава первая	
РАННИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИ- РОДЕ ПРОЦЕССОВ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ	8
Глава вторая	
ГОРМОНАЛЬНАЯ ТЕОРИЯ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ И ГИ- ПОТЕЗА ФЛОРИГЕНА	20
Глава третья	
ГОРМОНАЛЬНЫЕ ФАКТОРЫ ЦВЕТЕНИЯ, ЗАКОНОМЕР- НОСТИ ИХ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ПО РАСТЕНИЮ	45
Глава четвертая	
ИНГИБИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ ЦВЕТЕНИЯ	70
Глава пятая	
ТРОФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ЦВЕТЕНИЯ	98
Глава шестая	
ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ОС- НОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ	115
Глава седьмая	
ГИПОТЕЗА ВИКОМПОНЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ФЛОРИ- ГЕНА И КОНЦЕПЦИЯ ДВУХФАЗНОСТИ ЦВЕТЕНИЯ РАС- ТЕНИЙ	140
Глава восьмая	
ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И РЕГУ- ЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ КОРОТКОДНЕВНЫХ И ДЛИННО- ДНЕВНЫХ ВИДОВ	163
Глава девятая	
РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ ДЛИННО-КОРОТКОДНЕВНЫХ И КОРОТКО-ДЛИННОДНЕВНЫХ ВИДОВ	188
Глава десятая	
РЕГУЛЯЦИЯ СТЕБЛЕОБРАЗОВАНИЯ И ЦВЕТЕНИЯ ОЗИ- МЫХ ФОРМ	210
Глава одиннадцатая	
РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ НЕЙТРАЛЬНЫХ ВИДОВ	227

Глава двенадцатая	
РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ В КАЛЛУСНЫХ КУЛЬТУРАХ	255
Глава тринадцатая	
АВТОНОМНАЯ И ИНДУЦИРОВАННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ГИПОТЕЗА КОМПЛЕМЕНТАРНОГО ВИКОМПОНЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ФЛОРИГЕНА	275
Глава четырнадцатая	
ФИТОГОРМОНЫ И ДРУГИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ, РЕГУЛИРУЮЩИЕ ЦВЕТЕНИЕ . . .	307
Глава пятнадцатая	
ЭВОКАЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ И ГОРМОНАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС ФЛОРИГЕНА	325
Глава шестнадцатая	
ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЯВЛЕНИЯ ПОЛА У РАСТЕНИЙ	351
Глава семнадцатая	
ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ И РОСТА РАСТЕНИЙ	375
Глава восемнадцатая	
ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ	403
Глава девятнадцатая	
ЦЕЛОСТНОСТЬ ОРГАНИЗМА В РАЗВИТИИ РАСТЕНИЙ	430
Глава двадцатая	
СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЕ ЗАЦВЕТАНИЯ РАСТЕНИЙ	447
Глава двадцать первая	
ТЕОРИЯ И ПРАКТИКА ПРИМЕНЕНИЯ ФИТОГОРМОНОВ И РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА И РАЗВИТИЯ В СЕЛЬСКОМ ХОЗЯЙСТВЕ	463
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	485
Литература	499
ТЕРМИНОЛОГИЯ РОСТА И ЦВЕТЕНИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ	546
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ	549
РУССКО-ЛАТИНСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ РАСТЕНИЙ	554

Научное издание

**Чайлахян
Михаил Христофорович**

**РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ**

Утверждено к печати
Ордена Трудового Красного Знамени
институтом физиологии растений
им. К. А. Тимирязева

Редактор
Г. П. Панова

Художник
И. А. Зарин

Художественный редактор
В. В. Алексеев

Технические редакторы
М. Н. Комарова, М. Ю. Соловьева

Корректоры
Р. З. Землянская, И. А. Талалай

ИБ № 37386

Сдано в набор 03.11.87
Подписано к печати 14.03.88
Т-05527. Формат 60×90^{1/16}
Бумага типографская № 1
Гарнитура обыкновенная
Печать высокая
Усл. печ. л. 34,5. Усл. кр. отт. 35
Уч.-изд. л. 39,9
Тираж 3000 экз.
Тип. зак. 1185
Цена 5 р. 50 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука»
117864, ГСП-7, Москва, В-485
Профсоюзная ул., 90
2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6